Gérard DÉLYE

Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara

Thèse. 1968

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545823_0054

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ D'AIX-MARSEILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Gérard DÉLYE

PREMIÈRE THÈSE

Recherches sur l'écologie,
la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 11 Janvier 1968 devant la commission d'examen

M. ABELOOS	*Président*
M. TIMON-DAVID Mme FURNESTIN M. GRASSÉ	*Examinateurs*

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

RECHERCHES SUR L'ÉCOLOGIE, LA PHYSIOLOGIE ET L'ÉTHOLOGIE DES FOURMIS DU SAHARA

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 9

INTRODUCTION 11

— *Importance des Fourmis dans le peuplement entomologique et intérêt de l'étude de leurs relations avec le milieu désertique.*

— *Les principaux problèmes étudiés.*

CHAPITRE I. — LA FAUNE DE FOURMIS DU SAHARA 15

A — Limites du Sahara 15

B — Historique sommaire de la myrmécologie au Sahara. 17

C — Liste et répartition des espèces 18

D — La faune de Béni Abbès comparée à celle de l'ensemble du Sahara 23

CHAPITRE II. — ETUDE DES PRINCIPAUX FACTEURS CLIMATIQUES, A BENI ABBES 25

A — Le Macroclimat 26

— *Les précipitations.*

— *L'humidité atmosphérique.*

— *Les températures.*

— *La radiation solaire.*

B — Le climat à la surface du sol 33
— *Les températures.*
— *L'humidité.*

C — Le climat dans le sol 37
— *Les températures.*
— *L'humidité.*

D — Le climat dans le bois 42

E — Conclusions 44

CHAPITRE III. — ETUDE DES PRINCIPAUX BIOTOPES DE LA REGION ET DE LEUR FAUNE DE FOURMIS. 47

A — Les hamadas et les regs 51

B — Les djebels 54

C — Les ergs 56

D — La vallée de la Saoura 58

E — Conclusions 62

CHAPITRE IV. — LE PROBLEME DE L'EAU : EBAUCHE D'ETUDE PHYSIOLOGIQUE 65

A — Les gains d'eau 66

B — Les pertes d'eau 67
— *Méthodes.*
— *Perte d'eau maximum tolérable.*
— *Principaux facteurs qui influent sur la transpiration : fermeture des stigmates, déficit de saturation et durée d'exposition, taille et surface des Fourmis, acclimatation.*
— *Influence de la température sur la perméabilité du tégument. Température critique du tégument.*
— *Action de la température sur les stigmates. Régulation thermique.*

C — Conclusions 88

Chapitre V. — LE COMPORTEMENT EN RAPPORT AVEC LES CONDITIONS DU MILIEU 91

A — Comportement vis-à-vis de la température 91

— *Influence de la température sur l'activité: vitesse de déplacement. Zone thermique d'activité.*

— *Thermopréférendum.*

— *Températures léthales supérieures.*

— *Conclusions.*

B — La structure des nids et le comportement constructeur 104

— *Nids des sols compacts.*

— *Nids du sable.*

— *Nids creusés dans le bois.*

— *Forage des nids, transport du sable.*

C — L'alimentation 120

— *Régimes alimentaires.*

— *Méthodes de récolte.*

— *Réserves.*

— *Activité de récolte.*

D — La reproduction des sociétés 128

— *Essaimage.*

— *Accouplement.*

— *Fondation des sociétés.*

Conclusions 133

— *Caractères anatomiques. Physiologie du tégument. Comportement. Importance de la vie en société.*

Résumé 139

Planches ..... Hors-texte 144/145

Bibliographie 145

AVANT-PROPOS

La majeure partie de ce travail a été effectuée de 1959 à 1965, au Centre de Recherches Sahariennes de Béni Abbès, au cours de 8 séjours d'une durée totale de plus de 10 mois.

Des tournées de prospection m'ont permis d'étudier les différents biotopes de la région et leur peuplement en Fourmis. J'ai suivi plusieurs années de suite les stations les plus intéressantes.

Grâce aux installlations des laboratoires du Centre, j'ai pu mener à bien des élevages dans des conditions aussi naturelles que possible et faire des observations physiologiques et éthologiques sur des Insectes fraîchement capturés.

En automne et surtout au printemps, les conditions climatiques sont favorables : l'activité des Fourmis est intense. J'ai fait la plupart de mes observations pendant ces deux saisons, mais j'ai également étudié en été et en hiver le comportement des Insectes dans leur milieu naturel.

Des élevages et diverses expériences ont été menés à bien à Alger d'abord, puis à partir de 1962 à Marseille, où j'ai étudié la plupart des espèces de la région méditerranéenne qui ont été comparées aux Fourmis du Sahara.

J'ai pu apprécier la relative monotonie du peuplement du désert et confirmer la valeur générale des résultats acquis à Béni Abbès au cours de deux voyages d'étude ; l'un à la bordure Nord du Sahara, dans la région de Laghouat (mai-juin 1959), l'autre dans les massifs centraux, au Tassili des Ajjer (avril 1960).

Je suis heureux d'exprimer ici ma gratitude aux personnes qui ont le plus contribué à l'élaboration de ce travail :

Monsieur le Professeur F. Bernard, qui a mis à ma disposition sa documentation et ses collections.

Messieurs N. Menchikoff et J. Marçais, directeurs du Centre de Recherches sur les Zones Arides, qui m'ont permis d'utiliser toutes les ressources du Centre de Recherches Sahariennes de Béni Abbès.

Monsieur le Professeur J. Timon-David qui m'a accueilli en 1962 dans son laboratoire et a toujours facilité la poursuite de mes recherches.

Monsieur G. Le Masne, qui s'est intéressé à la rédaction de ce mémoire et m'a fait bénéficier de ses critiques et de ses conseils.

INTRODUCTION

Importance des Fourmis dans l'entomofaune saharienne et intérêt de l'étude de leurs relations avec le milieu désertique.

Au Sahara, malgré la sécheresse extrême, les grandes étendues complètement dépourvues de végétation vivace sont peu nombreuses. Dans les régions les moins arrosées existent en général des milieux privilégiés (souvent de surface minime) où l'humidité du sol est suffisante pour permettre le développement de quelques buissons. Le plus maigre peuplement végétal vivace (voir une plante isolée si elle est de taille importante) permet l'établissement d'une faune variée dont les Insectes constituent la plus grande partie.

Parmi ces derniers, les Coléoptères, les Termites et les Fourmis sont les trois groupes les plus constants et les plus abondamment représentés. Les Coléoptères ne sont le plus souvent adultes et actifs que quelques mois par an. Les Termites quittent rarement la profondeur du sol. Les Fourmis, au contraire, se font toujours remarquer : beaucoup d'espèces sont diurnes et les ouvrières circulent en grand nombre aux alentours du nid dont les orifices et les cratères sont souvent bien visibles.

Une partie des Insectes sahariens échappe aux rigueurs du climat : ou bien ils se cantonnent dans des milieux non désertiques, ou bien leur vie active se déroule pendant les mois les plus favorables. Une diapause parfois très longue leur permet d'éviter les périodes où la température et la sécheresse deviennent difficilement supportables. Au contraire, une société de Fourmis dure plusieurs années pendant lesquelles son activité ne subit pas d'arrêt total. Chez la majorité des espèces il n'y a pas de diapause hivernale : pendant les mois froids, les ouvrières quittent le nid dès que le réchauffement dû à l'insolation est suffisant. En été, malgré les températures très élevées, la sécheresse, et l'appauvrissement des ressources alimentaires, il n'existe pas d'estivation. La plupart des espèces ne faisant pas de réserves, les ouvrières sont obligées de quitter le nid quotidiennement pour se ravitailler. Elles sont alors exposées à des conditions climatiques qui peuvent être extrêmement sévères.

L'organisation sociale des Fourmis, et la nécessité d'approvisionner, outre les adultes, un couvain souvent très abondant, amènent les ouvrières à fourrager en grand nombre sur une suface restreinte. Ces Insectes sont ainsi un élément écologique dominant qui agit fortement sur la faune et sur la flore. L'action des Fourmis sur la faune consiste le plus souvent en une destruction des petits Arthropodes par les espèces carnassières. Leur action sur la flore est indirecte, lorsque les Fourmis entretiennent et exploitent des Homoptères, ou au contraire détruisent les Insectes phytophages. Elle est directe quand les Fourmis moissonneuses récoltent la presque totalité des graines tombées aux alentours du nid et cueillent des graines vertes ou de menus rameaux.

Il était donc intéressant d'étudier de façon approfondie la biologie des Fourmis dans le milieu désertique.

On n'a jusqu'à présent étudié ces Insectes que dans des régions tempérées humides (Europe, Amérique du Nord); l'eau y manque rarement, la nourriture est abondante, mais les basses températures hivernales provoquent un arrêt complet de l'activité des sociétés pendant une partie importante de l'année.

Les principaux problèmes étudiés.

Cette étude des relations entre les Fourmis et le milieu saharien est évidemment incomplète; j'ai du limiter mes recherches à quelques-uns des problèmes les plus importants.

Une étude du climat de Béni Abbès et des microclimats fréquentés par les Fourmis précisera les conditions physiques dans lesquelles vivent ces Insectes ; ces conditions sont généralement bien différentes de celles qui règnent dans les abris météorologiques.

Un inventaire des espèces, dans le cadre de l'écologie des principaux biotopes, mettra en évidence des peuplements myrmécologiques définis.

Quelques espèces se distinguent par leur fréquence et leur constance élevée dans les milieux désertiques. J'étudierai leurs réactions vis-à-vis de la chaleur et de l'humidité. Les limites de leur résistance à ces deux facteurs seront comparées avec les données de la microclimatologie.

L'étude de leur comportement permettra d'apprécier dans quelle mesure les Fourmis s'exposent vraiment aux rigueurs du climat. D'éventuelles adaptations à la vie désertique, portant sur la structure

du nid, l'alimentation, le mode de reproduction des sociétés seront également recherchées.

*
**

Avant d'aborder ces problèmes, je crois utile de donner la liste des espèces de Fourmis qui ont été signalées au Sahara. Cette liste permettra d'apprécier la valeur de la faune de la région de Béni Abbès, en tant qu'échantillon de la faune du désert. Un rappel des limites du Sahara et des principaux travaux sur les Fourmis précèdera cet inventaire.

Chapitre I

LA FAUNE DE FOURMIS DU SAHARA

A — *Limites du Sahara*

Le Sahara occidental et central, occupe de l'Atlantique à l'Erg Lybique, une énorme surface de plus de 6 millions de kilomètres carrés

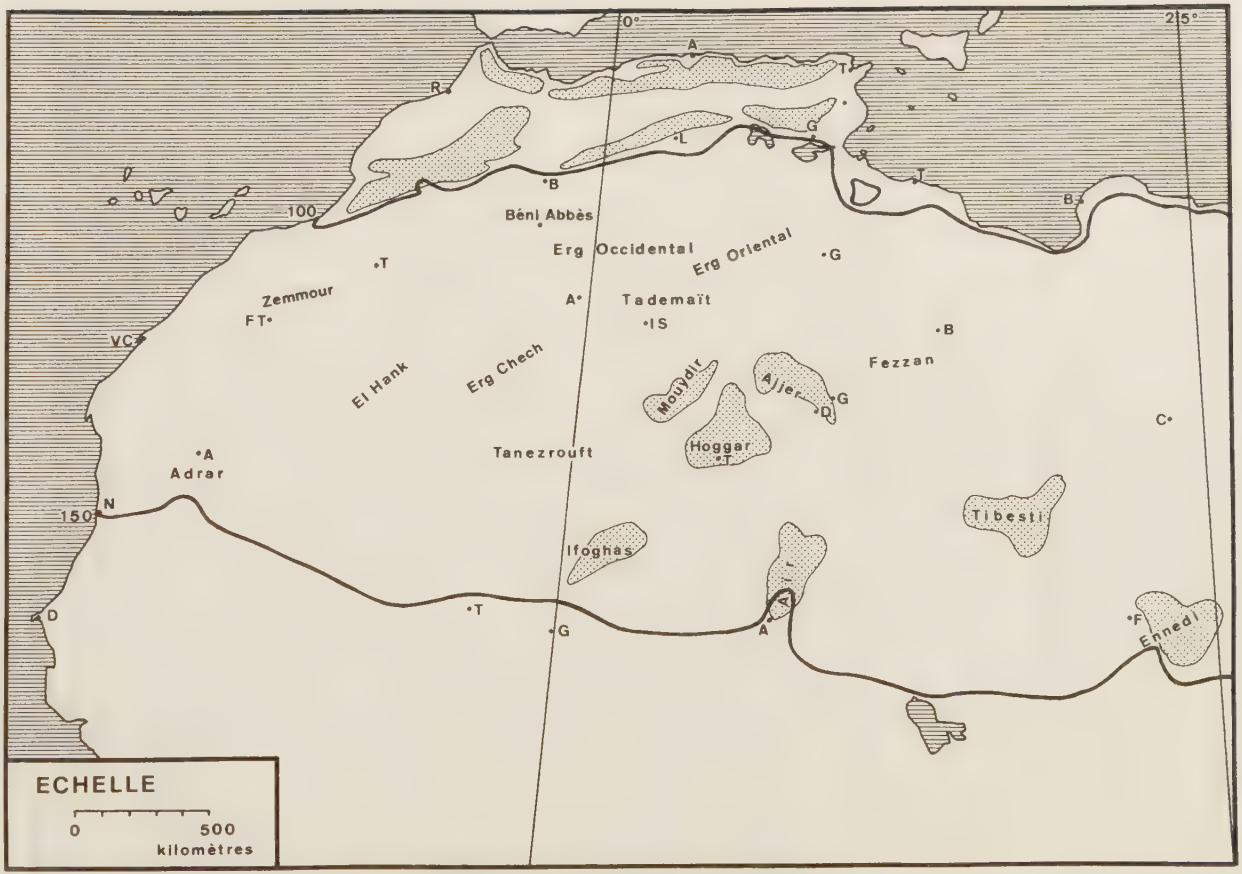
De nombreux auteurs, climatologistes, botanistes, géographes, se sont attachés à en préciser les limites. R. Capot-Rey (1952-1953), après avoir discuté la valeur des divers critères ou formules proposés pour délimiter le Sahara, constate que la flore est en général un réactif assez précis. Au Nord, le Palmier dattier, là où ses fruits mûrissent normalement est un indicatif du désert. Au Sud, la présence d'une graminée, le « Cram-cram » (*Cenchrus biflorus* Roxh.) indique au contraire que l'on a quitté le désert.

Ayant ainsi fixé des limites topographiques au Sahara, il constate qu'elles coïncident sensiblement avec les isohyètes 100 millimètres au Nord et 150 millimètres au Sud (carte 1). L'aridité est due à la faiblesse des précipitations, mais les températures plus élevées au Sud, en favorisant l'évaporation, aggravent la pénurie d'eau. C'est pourquoi la hauteur de pluie doit être supérieure pour permettre le développement d'une végétation non désertique.

Je retiendrai ici les isohyètes comme limites. Mais leur tracé est imprécis à cause de la dispersion des stations météorologiques. De plus, la grande irrégularité des précipitations fait que les moyennes pluviométriques sont variables suivant les séries d'années considérées. Dans un but pratique, j'adopterai des repères topographiques simples précisant ou modifiant quelque peu ces limites.

— La limite méridionale sera conservée telle quelle. Il n'y a pas eu de recherches myrmécologiques, sauf dans quelques massifs bien délimités (Aïr, Tibesti, Ennedi).

— Au Nord où les prospections ont été nombreuses, une limite topographique précise est nécessaire : au Maroc et en Algérie, ce sera le pied de l'Atlas dont l'isohyète 100 millimètres n'est jamais bien



CARTE 1. — *Les limites du Sahara*
Au Nord, l'isohyète 100 mm., au Sud, l'isohyète 150 mm.

éloigné (sauf dans la région de Laghouat) ; en Tunisie, le parallèle de Gafsa. Le littoral de la Tunisie du Sud et de la Lybie sera exclu sur une profondeur de 100 kilomètres, ainsi que la péninsule de la Cyrénaïque tout entière.

— Je fixerai arbitrairement la limite orientale au 25e méridien Est, afin de laisser l'Egypte en dehors de la zone considérée. Sa faune est assez mal connue ; les espèces sont le plus souvent citées sans indication précise de provenance, or la vallée du Nil constitue un milieu non désertique très important.

— A l'Ouest le désert s'étend jusqu'au littoral atlantique.

L'oasis de Béni Abbès est située au Nord-Ouest du Sahara, à environ 725 kilomètres de l'Atlantique, à 550 kilomètres de la Méditerranée, à 200 kilomètres au sud de l'Atlas. Nous verrons que, malgré sa situation excentrique, la région, par son climat, par les biotopes qui y sont représentés et par sa faune de Fourmis, est nettement saharienne. Mais l'aridité n'étant pas excessive, la flore et la faune sont encore assez denses pour que leur étude ne présente pas de trop grandes difficultés.

B — *Historique sommaire de la myrmécologie au Sahara*

Les Fourmis du Sahara ont été étudiées dans quelques stations éparses, le plus souvent à l'occasion de voyages rapides. Les recherches n'ont été un peu approfondies que sur la bordure nord du désert, en Tunisie principalement.

— A. Forel a exploré les confins sahariens en Algérie orientale et en Tunisie (1890), puis le Sud oranais (1894). Dans la région de Biskra (1909) il a pris contact avec le Sahara véritable.

— A. Lameere a fait en 1898 un circuit passant par Biskra, Touggourt, El Oued, Ouargla, Ghardaïa, Laghouat, Bou Saâda. Il a publié (1902) des observations éthologiques sur les Fourmis rencontrées qui furent déterminées par A. Forel (1902).

— Nous devons nos premières connaissances sur les Fourmis du Sahara central aux missions de H. Geyr von Sweppenburg et P. Spatz au Hoggar et au Tassili des Ajjer (Fourmis étudiées par H. Stitz, 1917) et à la mission L. G. Seurat au Hoggar (Fourmis étudiées par F. Santschi, 1929-1934). Il s'agit seulement de listes d'espèces, ces missions ne comprenant pas de myrmécologues.

— F. Santschi a travaillé à Kairouan de 1903 à 1941. Il a publié

de très nombreuses études systématiques et éthologiques sur les Fourmis de Tunisie et des confins sahariens (région du Djerid, Tozeur, etc.).

— Des missions italiennes ont prospecté la Lybie. Mission à Coufra (C. Menozzi, 1932-1934), mission E. Zavatari et G. Scortecci au Fezzan (C. Menozzi, 1932). L'étude de B. Finzi (1940) porte presque exclusivement sur les Fourmis des régions côtières. Les missions de C. Mellini et de G. Fiori (Mellini et Fiori, 1954 ; Mellini, 1955 ; Fiori, 1955), sans être spécialement consacrées aux Fourmis apportent cependant des renseignements écologiques et éthologiques sur les espèces les plus communes.

— F. Bernard a étudié l'ensemble du peuplement myrmécologique et les facteurs qui le conditionnent à l'occasion de deux missions organisées par l'Institut de Recherches Sahariennes de l'Université d'Alger au Fezzan (1948), et au Tassili des Ajjer (1953). Il a fait également des excursions rapides dans le Sud tunisien (chott Djerid, 1953), à Ghardaïa et El Goléa (1960), au Hoggar (1962), à Ouargla et à El Oued (1963) et dans le Grand Erg Oriental (1964).

Son élève C. Athias-Henriot a publié en 1946 une liste des Fourmis de la région de Béni Ounif, à la lisière nord du Sahara.

Enfin nous possédons quelques données sur les massifs méridionaux grâce à des récoltes effectuées au Tibesti par la mission M. Dalloni (F. Santschi, 1932), dans l'Aïr par la mission L. Chopard et A. Villiers (F. Bernard, 1950), dans l'Ennedi par la Mission J. Mateu (F. Bernard, 1965).

C — *Liste et répartition des espèces*

J'utilise ici la systématique de F. Bernard (traité de Zoologie de P.P. Grasse) qui élève la famille des Formicidae au rang de super famille (Formicoidea) et élève les anciennes sous-familles au rang de familles.

Les genres sont définis par C. Emery (1910, 1911, 1913, 1921-1922 et 1925) dans le Genera Insectorum de P. Wytsman.

Pour les espèces j'ai, lorsque des révisions ont été entreprises, tenu compte des travaux postérieurs à cet ouvrage. C'est ainsi que j'ai adopté les nomenclatures de F. Santschi et de F. Bernard concernant les genres : *Messor* (Santschi, 1923, 1927) *Camponotus* (Santschi, 1939) *Cataglyphis* (Santschi, 1929) *Crematogaster* (Santschi, 1937 ; Bernard, 1950). Bien que ces auteurs élèvent parfois de façon arbi-

traire un certain nombre de sous-espèces au rang d'espèces, ils ont le mérite d'avoir essayé de clarifier la systématique.

Je n'ai pas tenu compte des sous-espèces et des variétés. L'accord est loin d'être fait pour savoir à quelle espèce rattacher telle « sous-espèce » ou telle « variété », et bon nombre de ces subdivisions, décrites d'après un trop petit nombre d'ouvrières, sont de valeur discutable.

*
**

Afin de faciliter la comparaison entre la faune de Béni Abbès et celle de l'ensemble du Sahara, il est avantageux de répartir les espèces en 4 groupes.

1) *Les espèces hygrophiles.* Ce sont des espèces d'origines diverses qui ne peuvent vivre au Sahara qu'à proximité des eaux libres et dans les palmeraies irriguées.

2) *Les espèces septentrionales.* Ce sont des espèces qui peuplent les steppes de Berbérie et peuvent vivre à quelques kilomètres du pied de l'Atlas et dans la région des chotts de Tunisie, mais sont inconnues plus au Sud.

3) *Les espèces méridionales.* Ce sont des espèces du Sahel. On ne les connaît pas au Sahara au Nord des massifs de l'Aïr, du Tibesti et de l'Ennedi.

4) *Les espèces sahariennes.* Ce sont les espèces qui, loin des marges du Sahara, sont totalement indépendantes des points d'eau. L'aire de répartition de certaines d'entre elles déborde largement des limites définies plus haut. D'autres, encore très répandues, ne se trouvent que dans ces limites. Quelques-unes enfin ne sont actuellement connues que des massifs du Hoggar et du Tassili des Ajjer.

Le tabeau suivant énumère les espèces de Fourmis signalées au Sahara et donne leur répartition dans les quatre groupes que je viens de définir.

Une croix dans la colonne correspondante indique à quelle catégorie appartient l'espèce, un point indique une espèce peu connue (souvent une seule capture au Sahara). Un point d'interrogation indique la catégorie probable pour une espèce dont le biotope n'est pas précisé (en particulier sexués pris au vol). Les signes correspondant aux espèces qui existent dans la région de Béni Abbès sont entourés d'un cercle.

	1 - Espèces hygrophiles	2 - Espèces septentrionales	3 - Espèces méridionales	4 - Espèces sahariennes
PONERIDAE				
Euponera sennaarensis (Mayr, 1862)			•	
Ponera ragusae Emery, 1895	⊕			
DORYLIDAE				
Aenictus hamifer Emery, 1896	?			
» *mauritanicus* Santschi, 1910	?			
» *leliepvrei* Bernard, 1953	?			
PROMYRMICIDAE				
Sima bifoveolata Mayr, 1895				+
» *ambigua* Emery, 1895				+
MYRMICIDAE				
Aphaenogaster rupestris Forel, 1909		•		
» *saharensis* Bernard, 1953	?			
Messor arenarius (Fabricius, 1787)				⊕
» *caviceps* Forel, 1902				⊕
» *planiceps* Stitz, 1917				•
» *aegyptiacus* (Emery, 1878)				⊕
» *rufotestaceus* (Förster, 1850)				•
» *galla* (Emery, 1895)			+	
» *instabilis* (Smith, 1858)				+
» *sublaeviceps* Santschi, 1910				•
» *minor* (André, 1882)				+
» *semirufus* (André, 1882)		•		
Oxyopomyrmex emeryi Santschi. 1908				⊕
Pheidole jordanica Saulcy, 1874				+
» *pallidula* (Nylander, 1849)				⊕
» *sinaïtica* Mayr, 1862				+
» *megacephala* (Fabricius, 1793)			+	
Cardiocondyla batesii Forel, 1894				⊕
» *nuda* (Mayr, 1866)	⊕			
» *jacquemini* Bernard, 1953	•			

	1	2	3	4
Crematogaster inermis Mayr, 1862				⊕
" *aegyptiacus* Mayr, 1862				⊕
" *oasium* Santschi, 1911				+
" *auberti* Emery, 1869				+
" *menileki* Forel, 1894			+	
" *chopardi* Bernard, 1950			+	
" *senegalensis* Roger, 1863			+	
" *laestrygon* Emery, 1869				•
Monomorium salomonis (Linné, 1758)				⊕
" *subopacum* (Smith, 1858)	⊕			
" *lameerei* (Forel, 1902)				+
" *chobauti* (Emery, 1897)				⊕
" *gracillimum* (Smith, 1861)				+
" *santschii* (Forel, 1905)				⊕
" *exiguum* Forel, 1894			+	
" *niloticum* Emery, 1881				•
" *andrei* Saunders, 1890				•
" *destructor* (Jerdon, 1851)	•			
Phacota noualhieri Emery, 1895		?		
Solenopsis lou Forel, 1902		?		
" *targuia* Bernard, 1953				?
Atopula hortensis Bernard, 1948	+			
Leptothorax angulatus Mayr, 1862				+
" *laciniatus* Stitz, 1917				•
" *naeviventris* Santschi, 1910				⊕
" *nigrita* Emery, 1878				•
" *flavispinus* André, 1888	•			
" *laurae* Emery, 1884				•
" *tebessae* Forel, 1890			+	
" *lereddei* Bernard, 1953				•
" *peyerhimhoffi* Santschi, 1929				•
Epimyrma africana Bernard, 1948				•
Triglyphothrix striatidens (Emery, 1889)			+	
Tetramorium biskrense Forel, 1904		+		
" *punicum* (Smith, 1861)				+
" *semilaeve* André, 1882				⊕
" *fezzanense* Bernard, 1948				+
" *guineense* (Fabricius, 1793)	+			
" *simillimum* (Smith, 1851)	+			

	1	2	3	4
DOLICHODERIDAE				
Tapinoma simrothi Krausse, 1911	+			
» *nigerrimum* (Nylander, 1856)	+			
FORMICIDAE				
Plagiolepis maura Santschi, 1920	+			
» *schmitzi* (Forel, 1895)	⊕			
Acantholepis capensis (Mayr, 1862)	+			
» *canescens* Emery, 1897	+			
» *frauenfeldi* (Mayr, 1855)				⊕
» *ajjer* Bernard, 1953				+
Camponotus maculatus (Fabricius, 1781)	+			
» *alii* (Forel, 1890)				⊕
» *atlantis* Forel, 1890				+
» *compressus* (Fabricius, 1787)				+
» *thoracicus* (Fabricius, 1804)				⊕
» *foleyi* Santschi, 1939				+
» *tahatensis* Santschi, 1929				+
» *occipitalis* Stitz, 1917				+
» *martensi* Forel, 1907				+
» *erigens* (Forel, 1894)				+
» *mozabensis* Emery, 1899		+		
» *micans* Nylander, 1856		+		
» *lateralis* (Olivier, 1791)	⊕			
» *sericeus* (Fabricius, 1798)	+			
» *galla* Forel, 1894			+	
Paratrechina jaegerskjoeldi (Mayr, 1901)	⊕			
Formica kraussi Forel, 1895		+		
Cataglyphis emmae (Forel, 1909)				⊕
» *albicans* (Roger, 1859)				⊕
» *bicolor* (Fabricius, 1793)				⊕
» *halophila* Bernard, 1953		+		
» *lucasi* (Emery, 1908)(*)				⊕
» *bombycina* (Roger, 1859)				⊕

(*) Synonyme de *C. lameerei* (Forel 1902). Cette espèce a toujours été désignée sous le nom de *C. lucasi* qui sera conservé (cf. ch. VI art. 23/B du Code International de Nomenclature Zoologique, 1961).

D — *La faune de Béni Abbès comparée à celle de l'ensemble du Sahara*

Quatre vingt dix-sept espèces de Fourmis vivent au Sahara. C'est extrêmement peu si on considère qu'en Berbérie (Maroc, Algérie et Tunisie, au Nord de l'Anti-Atlas et de l'Atlas Saharien) malgré des recherches très insuffisantes on a déjà recensé près de deux cent cinquante espèces, sur un superficie dix fois moindre (*).

Le tableau précédent montre que :

— 23 espèces sont liées étroitement aux cultures et aux eaux pérennes.

— 10 espèces ne vivent qu'à la bordure Nord du désert, et 9 ne vivent que dans les massifs de sa bordure méridionale.

— 55 espèces peuvent être considérées comme véritablement sahariennes. Parmi celles-ci, une dizaine ne sont connues que de l'étage « saharo-méditerranéen » (**) des massifs du Sahara central.

Cette statistique, vu l'état actuel de la systématique et la dispersion des stations prospectées, est évidemment très approximative. Elle permet cependant de considérer que la faune de la région de Béni Abbès (dans une aire de 120 kilomètres environ de rayon autour de l'oasis) constitue, avec 21 espèces « sahariennes », un échantillon représentatif de la faune de l'ensemble du Sahara de plaine.

Il est probable que mes résultats, moyennant quelques précautions, pourront être étendus également aux massifs centraux. Leur peuplement doit sa richesse relative à la variété des milieux qui y sont représentés, et surtout à l'abondance des eaux permanentes auprès desquelles vivent de nombreux hygrophiles. Ainsi au Tassili des Ajjer, sur 45 Fourmis recensées par F. Bernard, il y a 16 hygrophiles. (Il faut remarquer aussi que la surface prospectée est considérable : environ 550 kilomètres sur 300).

J'ai constaté (Délye, 1961) que le peuplement des plateaux Ajjer, dans les biotopes pouvant être comparés à ceux des environs de Béni Abbès, n'est constitué que par 11 espèces; 6 d'entre elles sont communes :

(*) F. Bernard (1968) estime qu'il existe en France (550 000 kilomètres carrés) 180 espèces de Fourmis.

(**) Cet étage, défini par R. Maire (1940) comprend les régions où l'altitude (supérieure à 1 800 mètres au Hoggar) atténue la rigueur du climat et dont la flore est caractérisée par des espèces à affinités méditerranéennes.

— *Messor aegyptiacus*, *Monomorium salomonis* et *Cataglyphis albicans* vivent également dans la région de Béni Abbès où elles sont des espèces dominantes.

— *Camponotus foleyi* et *Acantholepis ajjer* sont très voisines de 2 espèces communes à Béni Abbès : *C. thoracicus* et *A. frauenfeldi*, et n'en sont peut-être que des sous-espèces géographiques.

— la 6e espèce, *Crematogaster oasium* n'existe pas à Béni Abbès mais son congénère *C. aegyptiacus* y est commun.

Chapitre II

ÉTUDE DES PRINCIPAUX FACTEURS CLIMATIQUES A BÉNI ABBÈS

Les conditions climatiques sont à l'origine de la pauvreté biologique des déserts. Le manque d'eau y est constant et caractéristique ; la faiblesse des précipitations est fortement aggravée, au Sahara, par les températures élevées qui augmentent le pouvoir évaporateur de l'air et activent le métabolisme de nombreux êtres vivants. Les températures maximales ou minimales ne constituent que rarement un facteur limitant.

Pour L. Emberger (1938) un désert est une région dont le climat est « caractérisé par des précipitations n'ayant pas lieu tous les ans et pouvant survenir à tout moment de l'année ». Une grande partie du Sahara ne répond pas à cette définition. Mais la plupart des auteurs adoptent des critères moins stricts, et considèrent l'ensemble du Sahara comme un désert dans lequel on distinguera trois zones climatiques :

— une zone méridionale dont le climat présente des analogies avec celui du Sahel (pluies estivales, en particulier).

— une zone centrale qui répond approximativement à la définition de L. Emberger.

— une zone septentrionale dont le climat est de type méditerranéen, avec dégradation de la pluviosité. Cette dernière est très appauvrie et irrégulière, mais cependant annuelle, avec un premier maximum en automne et un deuxième au printemps. Les températures estivales sont élevées, les hivers sont frais, avec quelques jours de gelée chaque année.

Béni Abbès est située dans cette zone qui est appelée « étage Méditerranéo-saharien » par L. Emberger, « domaine Saharo-méditerranéen » par Th. Monod (1938), « sous-zone Saharo-septentrionale » par B. Zolotarevski et M. Murat (1938), « Sahara septentrional » par R. Capot-Rey (1953).

*
**

Je n'entreprendrai pas une étude détaillée du macro-climat de la région de Béni Abbès. F. Pierre (1958) a déjà défini et discuté ses principaux caractères. Je crois néanmoins utile de rappeler quelques observations concernant les facteurs dont l'importance biologique est la plus manifeste. La plupart de ces observations ont été faites à la station météorologique de Béni Abbès, la seule qui ait fonctionné régulièrement dans la région prospectée. Les moyennes sont empruntées à J. Dubief (1953, 1959) qui a analysé à peu près tous les résultats de la météorologie saharienne entre 1926 et 1950.

Les facteurs retenus sont :

— Les précipitations et l'humidité atmosphérique; le ravitaillement en eau est toujours un problème difficile dans les déserts.

— Les températures ; le rôle des températures extrêmes est au moins aussi important que celui de la température moyenne.

— La radiation solaire, cause directe de l'échauffement du sol et de tout corps qui y est exposé. Nous verrons qu'elle agit directement sur l'activité de plusieurs espèces de Fourmis.

J'étudierai ensuite la température et l'humidité des trois principaux micro-climats auxquels les Fourmis sont exposées :

— Le climat à la surface du sol.

— Le climat dans les nids des Fourmis (ou dans de petites cavités du sol à proximité immédiate).

— Le climat dans les cavités du bois vif (habitées par les Fourmis du genre *Crematogaster*).

A — *Le macroclimat*

Les précipitations

La moyenne annuelle des hauteurs de pluie est à Béni Abbès de 32,1 millimètres. A titre de comparaison, elle est de 651 millimètres à Alger, et de 632 millimètres à Marseille, dans une des régions les plus sèches de France.

Cette moyenne n'a pas au Sahara la même signification qu'en pays tempéré où elle représente approximativement la quantité de pluie annuelle la plus fréquente. L'abondance des pluies varie énormément d'une année à l'autre ; à Béni Abbès pendant les 25 années

étudiées par Dubief, on a enregistré un minimum de 0,3 millimètre et un maximum de 80,1 millimètres.

Bien que pour le météorologiste il pleuve ici tous les ans, il existe des années biologiquement sèches. Même au cours des années les plus humides, la hauteur de pluie reste bien au-dessous des 100 millimètres nécessaires au développement de la végétation steppique.

*
**

La hauteur de pluie enregistrée par an ou par mois n'est pas une donnée suffisante. Les précipitations de faible importance (inférieures à 5 millimètres) sont évaporées aussitôt que tombées, sauf si elles arrivent sur un sol déjà humide. Une succession de petites pluies sera pratiquement sans intérêt pour les êtres vivants, tandis qu'une seule averse dont la hauteur est égale au total de celles des petites pluies sera largement utilisable.

Au cours des 25 années considérées (1926-1950) on n'a enregistré que 272 jours de pluie. La fréquence des jours de pluie en fonction de la hauteur d'eau recueillie en 24 heures est donnée dans le tableau suivant :

Hauteur de pluie par 24 heures, en millimètres	(*) 0,0	5	10	15	20	30
Fréquence %	77	13	6	3	3	0,4

(*) Précipitation trop faible pour être enregistrée au pluviomètre.

Les pluies très faibles sont de beaucoup les plus nombreuses : il n'y a eu en 25 ans que 35 jours de pluie efficace (avec une hauteur d'eau égale ou supérieure à 5 millimètres), c'est-à-dire 1 jour et demi par an en moyenne. Les pluies supérieures à 30 millimètres en 24 heures sont qualifiées de torrentielles par les météorologistes : elles sont extrêmement rares. Dubief cite un maximum de 38,5 millimètres et Pierre une pluie de 56,2 millimètres en mai 1950.

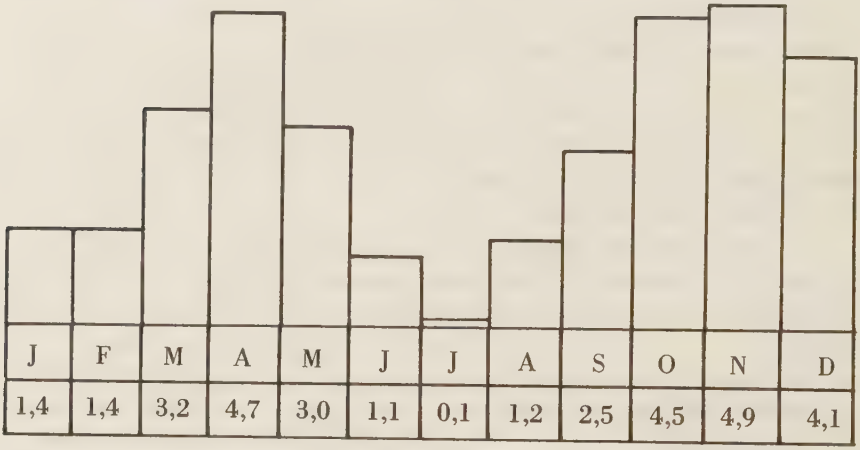
*
**

L'époque à laquelle tombe la pluie a une grande importance. Les pluies d'été, même abondantes, sont très vite évaporées. Une faible quantité d'eau s'infiltre et, le plus souvent, les végétaux annuels à cycle très raccourci (les éphémèrophytes des botanistes, l'acheb des nomades) qui germent après la pluie n'ont pas le temps de fructifier :

la couche du sol où se développent leurs racines se dessèche trop rapidement.

En saison froide, l'évaporation est bien moins intense. Une partie de l'eau sera mise en réserve dans la profondeur du sol : elle sera utilisée par la végétation vivace. En surface le dessèchement pourra être assez lent pour permettre un développement complet de l'acheb.

Les moyennes mensuelles des précipitations font apparaître deux « saisons de pluies », de mars à mai et de septembre à décembre.



J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1,4	1,4	3,2	4,7	3,0	1,1	0,1	1,2	2,5	4,5	4,9	4,1

Mais les hauteurs de pluie mensuelles sont aussi variables que les hauteurs annuelles, et les saisons de pluies sont loin d'exister tous les ans.

*
**

On peut constater qu'une pluie de 1 millimètre de hauteur mouille approximativement 1 centimètre de sol (un peu plus dans le sable, un peu moins dans le limon). On n'aura donc pratiquement jamais de saturation du sol en profondeur, condition nécessaire à la vie des plantes vivaces.

Dubief estime qu'au Hoggar, il faut que 30 millimètres d'eau soient tombés en une saison pour que se développe un pâturage médiocre et 50 millimètres pour que se développe un pâturage moyen. A Béni Abbès les nomades disent que l'acheb ne se développe que si le sol est mouillé sur une profondeur d'une coudée (50 centimètres environ), ce qui correspond sensiblement à une pluie de 50 millimètres.

Le développement de la végétation serait donc très aléatoire si le ruissellement ne concentrait une partie des précipitations dans quelques zones privilégiées.

Le ruissellement dépend de la pente, de l'état du sol (sec ou humide) au début de la précipitation, de l'intensité de cette dernière et de la densité de la couverture végétale. Celle-ci est à peu près nulle. Les pluies violentes sont très rares, et le sol est à peu près toujours sec en surface. Le ruissellement ne se produira donc le plus souvent que dans les régions à forte pente : il est fréquent et parfois très important dans les djebels (montagnes et collines). Mais, si rare et si peu abondant qu'il soit, il n'est pas tout à fait inexistant sur les plateaux. Dans la région de Béni Abbès, les dayas (*) occupent 4 à 8 % de la surface de la Hamada du Guir. Un ruissellement même minime peut y drainer des quantités d'eau importantes; il arrive de temps à autre qu'après une forte pluie, une nappe d'eau y stagne plusieurs heures ou même plusieurs jours, permettant une imbibition profonde du sol.

L'étude des divers biotopes de la région nous montrera que cette concentration de l'eau est une condition nécessaire au maintien de la flore vivace partout où l'eau phréatique est absente ou inutilisable.

Plusieurs auteurs ont évoqué le rôle de la rosée et des condensations occultes dans l'approvisionnement en eau des sols sahariens. Sauf à proximité des points d'eau (vallée de la Saoura en hiver), l'apparition de rosée est exceptionnelle. L'air est très sec et son refroidissement au contact du sol est généralement insuffisant pour provoquer une condensation.

Des condensations occultes se produisent dans les couches superficielles du sol. Elles ont été étudiées dans les dunes (L. Demon, 1953, G. Cvijanovich, 1953) et il semble bien qu'elles aient pour seule origine l'eau qui distille depuis les couches profondes humides.

L'humidité atmosphérique.

La faiblesse des précipitations est aggravée par la grande sécheresse de l'air. Les stations météorologiques, situées dans les oasis ou à leur proximité immédiate, enregistrent presque toujours des humidités relatives plus élevées que celles qui règnent loin des cultures. L'humidité relative est comprise entre 18 et 70 % à la station de Béni Abbès. Elle est couramment de 10 à 15 % sur la Hamada dès que la température est un peu élevée.

L'évaporation (mesurée à l'évaporomètre de Piche) est considérable : elle varie de 4,9 millimètres par jour en décembre à 22,2 millimètres en juillet. On atteint 4 809 millimètres en moyenne pour

(*) Dépressions fermées à fond plus ou moins perméable.

l'année. Même si ces valeurs sont exagérées par suite de la conception de l'appareil, elles mettent bien en évidence la disproportion qui existe entre la quantité d'eau reçue et celle qui pourrait être évaporée.

Le vent accroît encore l'évaporation. J. Dubief a montré qu'il n'est pas particulièrement violent ni fréquent au Sahara, mais l'absence d'écran végétal lui permet de faire sentir ses effets beaucoup plus fortement qu'en pays tempéré. Quand sa force est suffisante, il a en outre une action mécanique (transport de sable et de limon) qui est ressentie directement par les végétaux et les animaux : les déplacements des Insectes, en particulier, deviennent difficiles, voire impossibles.

Les températures.

Elles varient assez peu d'une année à l'autre et les moyennes représentent beaucoup plus une situation habituelle que celles qui concernent les précipitations.

Les températures sous abri à Béni Abbès (moyennes de 1926 à 1950) sont groupées dans le tableau 1.

Tableau 1. — *Températures de l'air sous abri.*

Températures à Béni Abbès

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Minimums moyens	3,5	6,0	10,6	15,0	18,7	24,1	27,3	26,7	23,0	16,4	9,7	4,9	15,5
Minimums absolus	– 6,0	– 4,4	0,8	7,2	8,6	15,5	20,4	18,2	13,2	5,8	– 0,1	– 4,0	– 6,0
Maximums moyens	18,5	21,0	25,2	29,6	33,4	39,2	42,9	41,9	37,1	30,5	23,4	18,9	30,1
Maximums absolus	27,0	31,4	35,4	38,0	41,4	45,2	47,5	46,3	44,0	39,3	33,5	27,3	47,5
Moyennes	11,8	12,5	17,9	22,3	26,1	31,6	35,1	34,3	30,1	23,4	16,6	11,9	22,8

Températures à Marseille (Cap Croisettes)

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Minimums moyens	5,7	6,0	8,0	10,1	13,2	16,5	18,8	19,0	17,1	13,6	9,8	6,4	12,0
Maximums moyens	11,8	12,4	14,1	16,8	19,8	23,4	26,1	26,2	23,8	20,0	15,8	12,7	18,6
Moyennes	8,7	9,2	11,0	13,5	16,5	20,0	22,5	22,6	20,4	16,8	12,8	9,5	15,3

Les gelées à glace, sous abri, sont peu fréquentes mais se produisent tous les ans : en moyenne 2,5 jours en décembre, 4,7 en janvier et 1,6 en février.

Les températures estivales atteignent des valeurs élevées. Les maximums moyens dépassent 40 degrés pendant deux mois; des maximums absolus dépassant 40 degrés ont été enregistrés de mai à septembre.

Si on compare ces températures à celles enregistrées à Marseille (cap Croisettes (*), station la plus voisine des massifs de Saint-Cyr et Marseille Veyre où ont été récoltées les Fourmis que j'ai comparées aux espèces sahariennes) on constate que les minimums moyens diffèrent assez peu, particulièrement en hiver. Par contre en été les maximums moyens sahariens sont de 15 à 16 degrés plus élevés que ceux de Marseille (tableau 1).

La radiation solaire.

La variation thermique diurne est importante (15 à 20 degrés suivant les saisons) à cause de la pureté de l'atmosphère. Une grande partie du rayonnement solaire atteint et échauffe pendant le jour un sol dont la radiation nocturne ne rencontre aucun écran.

Ce faible pouvoir isolant de l'air tient à sa sécheresse et à la faiblesse de la nébulosité : exprimée en dixièmes de ciel couvert, elle atteint les valeurs moyennes suivantes :

Moyenne de l'année 2,2

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1,7	2,2	2,5	2,4	2,2	1,6	1,3	1,8	2,7	2,8	2,9	2,2

On relève en moyenne 123,5 jours où le ciel est parfaitement clair chaque année. L'insolation est donc considérable. Sa durée varie peu au cours de l'année à cause de la latitude (30° 08). C'est ce que montre le tableau des moyennes du nombre d'heures quotidiennes d'insolation :

Moyenne de l'année 9,7

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
9,2	9,2	9,7	11,0	11,0	11,1	11,4	10,8	10,1	8,3	7,3	7,5

(*) M. Garnier, 1964.

Une autre conséquence de la latitude est que le rayonnement solaire à midi n'est jamais très oblique par rapport à la surface du sol. L'énergie solaire que l'on peut y recueillir représente toujours une fraction importante de celle qui atteint la Terre.

En l'absence d'atmosphère, le rayonnement solaire au sol serait en moyenne de 1,94 calorie gramme par minute et par centimètre carré (ly). On n'a pas effectué de mesures à Béni Abbès, mais à Tamanrasset on a pu enregistrer des maximums moyens compris entre 1,41 et 1,63 ly.

Cette station, à 1 376 mètres d'altitude (Béni Abbès 498 mètres) est située presque sous le tropique et son ensoleillement est certainement supérieur à celui de Béni Abbès. Ces chiffres donnent néanmoins une idée de la quantité considérable d'énergie qui arrive au sol.

*
**

Cette radiation échauffe fortement le sol et les premières couches de l'atmosphère. Elle agit aussi directement sur le corps des animaux diurnes. D. A. Parry (1951) et surtout P. S. B. Digby (1955) ont spécialement étudié ses effets sur les Insectes.

Ce dernier auteur a montré que la température interne de tout Insecte exposé au rayonnement solaire s'élevait au-dessus de celle de l'air ambiant, et il a dégagé les lois qui régissent cette élévation :

— elle est proportionnelle à l'intensité de la radiation, au pouvoir d'absorption des téguments et à la taille de l'Insecte.

— elle est inversement proportionnelle à la vitesse du vent lorsque celle-ci dépasse 20 à 30 centimètres par seconde.

— la couleur et la pilosité n'ont guère d'effet, mais la forme de l'Insecte est importante, les espèces trapues s'échauffant plus que les espèces grêles.

C. Torossian (1966) a mis en évidence la grande transparence du tégument des Fourmis au rayonnement infrarouge, ce qui explique le faible rôle de la couleur et de la pilosité : le rayonnement agit directement sur les tissus de l'Insecte.

Pour une radiation de 1,5 calorie par minute par centimètre carré et un vent de 50 centimètres par seconde, Digby a pu mesurer les élévations de température suivantes :

1,5 °C pour *Drosophila*
4,0 °C « *Musca*
10,0 °C « *Calliphora*
12,0 °C « *Bombus*

Si la vitesse du vent n'est plus que de 10 centimètres par seconde, l'élévation de température est doublée chez les petits Insectes et multipliée par 1,5 chez les plus gros.

L'élévation de température, dans un air déjà très chaud, peut ainsi devenir dangereuse, d'autant plus que, pour les petits animaux circulant très près du sol, l'action des radiations réfléchies s'ajoute à celle du rayonnement direct.

*
**

Une autre conséquence du très faible pouvoir isolant de l'atmosphère saharienne est la possibilité pour un corps chaud de rayonner vers le ciel, et, dès qu'il est soustrait à la radiation solaire, de se refroidir notablement. Cette radiation a été étudiée par K. Schmidt Nielsen (1964) qui a démontré qu'elle offre aux animaux une possibilité de refroidissement sans transpiration, même pendant le jour. Elle permet surtout un rafraîchissement rapide et important de la surface du sol dès qu'elle n'est plus exposée au soleil.

B — *Le climat à la surface du sol*

A l'exception de deux espèces strictement arboricoles dans l'erg, *Crematogaster aegyptiacus* et *C. inermis,* les Fourmis fourragent presque exclusivement sur le sol.

Les températures.

Les températures de la surface du sol sont le plus souvent bien différentes de celles qui règnent dans l'abri météorologique. Si quelques heures après le coucher du soleil, le gradient thermique dans l'air entre la surface du sol et 2 mètres de hauteur est faible, il n'en est pas de même aux heures d'insolation.

Il n'existe aucune étude suivie des conditions thermiques qui règnent à la surface des principales catégories de sol. J'ai fait des séries de mesures des températures extrêmes qui peuvent régner à la surface du sol et dans les premiers centimètres au-dessus.

Les températures minimums, atteintes en fin de nuit, sont voisines de celles de l'abri météorologique : les minimums absolus sont donc vraisemblablement de 5 à 6 degrés au-dessous de 0.

Pour peu que l'atmosphère soit calme et l'orientation favorable, les températures maximums peuvent être très élevées, à cause de la radiation solaire intense et de la faible conductivité thermique des sols sahariens (toujours riches en sable et généralement secs).

On a pu mesurer avec certitude 70,2 degrés (Braquaval), 72 degrés (Monod), 78 degrés (Augieras) (*). Quelques auteurs font état de températures encore plus élevées, mais la validité de leurs mesures est douteuse. Ce sont là des températures exceptionnelles; à Béni Abbès, les sables de l'erg atteignent régulièrement une température de 60 degrés environ au début de l'été; le sol des dayas, plus compact, s'échauffe un peu moins.

La courbe des températures relevées heure par heure dans une daya (figure 1) montre que dès le lever du soleil (6 heures) la surface du sol s'échauffe plus vite que l'air puis se refroidit rapidement à partir de 16 heures.

De séries de mesures faites aux diverses époques de l'année, il résulte que, par temps calme, la température à la surface du sol dépasse quotidiennement 40 degrés pendant environ 7 mois par an. Au début de l'été c'est pendant plus de 8 heures chaque jour que cette valeur est dépassée.

Il est fort difficile, à cause du grand nombre de facteurs qui interviennent, d'établir une relation précise entre la température de l'air et celle de la surface du sol. On peut admettre que ces températures sont à peu près égales pendant la nuit; elles diffèrent au maximum d'une vingtaine de degrés sur sable horizontal et d'une quinzaine de degrés sur sol de daya à 13 heures, en mai et en juin. Cet écart diminue évidemment lorsque le soleil est moins haut sur l'horizon. En février la différence n'est plus que de 4 à 6 degrés à 13 heures.

Par temps calme, la surface du sol et la couche d'air qui est à son contact sont sensiblement à la même température. Dès que l'on s'élève la température diminue rapidement. L. A. Ramdas et M. K. Paranjpe (1936), ayant mesuré avec précision (par des méthodes optiques) les températures des différentes couches d'air entre une surface chauffée à 82,5 degrés et l'air à 22,5 degrés, ont montré

(*) Cités par J. Dubief.

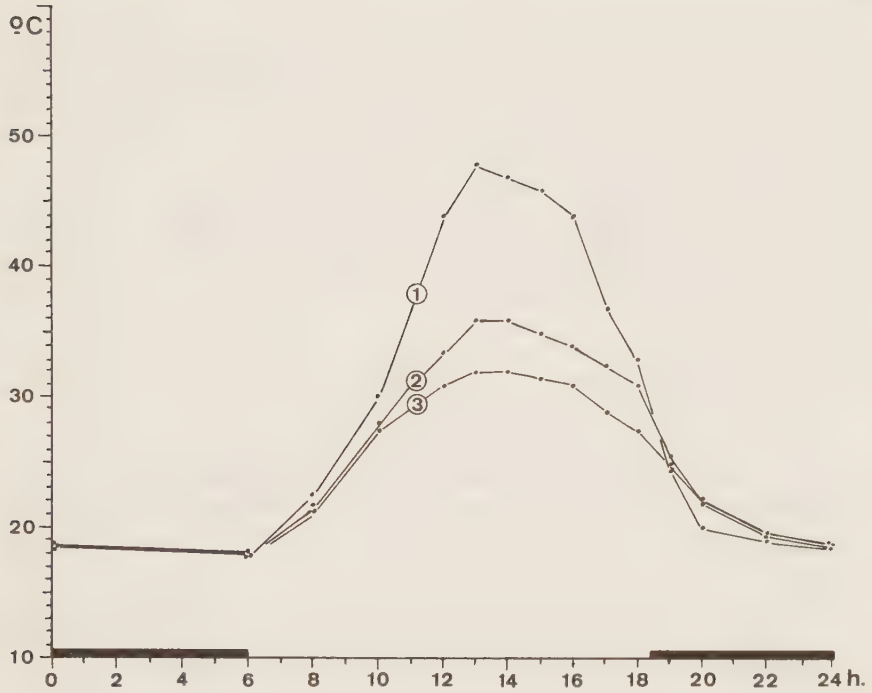


FIGURE 1. — *Températures relevées dans une daya de la Hamada du Guir le 4 avril 1961.*

1 — à la surface du sol.
2 — dans l'air à 0,5 cm.
3 — dans l'air à 1 mètre.

qu'à 1 millimètre de la surface l'air n'est plus qu'à 56,4 degrés (*). Au Sahara où la température du sol atteint rarement 70 degrés quand l'air est à 45 degrés, le gradient thermique sera bien moins important.

J'ai pu, avec des thermistances protégées par une feuille d'aluminium poli, faire quelques mesures de température à différentes hauteurs, par temps calme à 13 heures. La température de la surface est mesurée par contact avec une sonde spéciale de très faible inertie thermique.

Les résultats de mesures concernant deux types de sol bien différents sont exposés dans le tableau suivant. Dans l'erg (massif de dunes) il s'agit de sable très pur, dans une daya il s'agit d'un limon sableux.

(*) L. A. RAMDAS et S. L. MALURKAR (1932) ont proposé une formule pour évaluer l'abaissement de la température en fonction de la distance au sol. Mais cette formule qui fait intervenir un grand nombre de coefficients très difficiles à déterminer n'est pas d'un emploi aisé.

		Températures en degrés centigrades			
		surface	+ 0,5 cm	+ 10 cm	+ 100 cm
Printemps	erg	45	34	28	27
4 et 10-4-61	daya	44	34	33	31
Eté	erg	58	46	42	40
6 et 7-7-63	daya	55	45	42	39
Hiver	erg	20	17	16	16
28 et 29-2-59	daya	23	20	19	19

On remarque qu'en été et au printemps la différence entre la température de l'air à 0,5 centimètre et la température de la surface atteint 10 à 12 degrés. Les Insectes de taille suffisante trouveraient donc des conditions thermiques supportables au-dessus d'un sol surchauffé s'ils n'étaient soumis à la radiation solaire directe et réfléchie par un sol dont l'albedo est toujours importante; selon Failletaz (cité par J. Dubief) les sols sahariens réfléchissent 35 à 44 % de l'énergie solaire. Or plus le volume des Insectes est important, plus ils emmagasinent de chaleur rayonnée.

Si on admet que la diminution de température entre 0 et 5 millimètres est proportionnelle à la distance, quand l'air à 1 mètre est à 40° et que la température du sable atteint 58 degrés (erg en juillet), une grande ouvrière de *Cataglyphis bombycina* dont le corps est à 5 millimètres au-dessus du sol, évoluera dans un air à 46 degrés. Une ouvrière de *Monomorium salomonis* se déplacera à 1,1 millimètre dans un air à 55 degrés. En se référant aux résultats de Digby, on peut estimer que, par temps calme, la température de la première espèce dépassera celle de l'air d'environ 5 degrés, tandis que celle de la deuxième espèce ne la dépassera que de 2 degrés.

En pratique, l'air est rarement immobile : le vent, même léger, provoque un brassage qui modifie fortement ce gradient thermique, et la température de l'air varie peu entre le niveau du sol et 1 mètre.

L'humidité

Je n'ai pas pu mesurer avec précision l'humidité relative de l'air dans les premiers centimètres au-dessus du sol, les hygromètres courants étant difficiles à étalonner pour les températures élevées.

Par temps calme, l'humidité de l'air au niveau du sol est sensiblement la même que celle de l'air à 1 mètre de hauteur pendant la nuit ; elle diminue considérablement dès que la température de la surface du sol s'élève ; quand l'air est agité, l'humidité relative est plus uniforme.

En pays tempéré, à cause de l'évaporation au niveau du sol, les couches atmosphériques les plus basses sont généralement les plus humides. Au Sahara, cette évaporation est pratiquement nulle, et en tout cas incapable d'équilibrer l'effet de l'échauffement de l'air.

C — *Le climat dans le sol*

La presque totalité des Fourmis de la région niche dans le sol ; une partie importante du nid s'y enfonce toujours profondément.

Les températures.

Le sol sec étant un excellent isolant, la variation thermique diurne de la surface ne se transmet jamais très profondément. A 20 centimètres, elle n'est plus que de 1 à 2 degrés dans le sable et de 2 à 3 degrés dans un sol de daya, alors que la variation en surface peut dépasser 35 degrés à la fin du printemps. Les figures 2 et 3 donnent deux exemples de variations thermiques relevées dans une daya et dans le Grand Erg.

L'onde thermique diurne se propage dans le sol avec un retard qui augmente en fonction de la profondeur. A 20 centimètres, ce retard atteint 6 à 7 heures ; l'onde thermique est alors très amortie, mais elle reste décelable jusqu'à 60 centimètres et même 1 mètre.

La variation annuelle, par contre, se propage très profondément dans le sol, jusqu'à une dizaine de mètres. Mais elle est également très amortie au bout de quelques dizaines de centimètres. Il n'a pas été effectué de mesures suivies à Béni Abbès, mais à Béni Ounif (230 kilomètres au Nord Nord-Est) la température a été enregistrée de 1942 à 1948 (J. Dubief). Bien que le climat de cette station soit plus froid et plus humide que celui de Béni Abbès, les chiffres recueillis sont intéressants : la variation thermique annuelle est de 23,2 degrés à 25 centimètres, de 21 degrés à 50 centimètres et de 18,1 degrés à 75 centimètres. La température à 50 centimètres comparée aux maximums moyens, minimums moyens et tempéra-

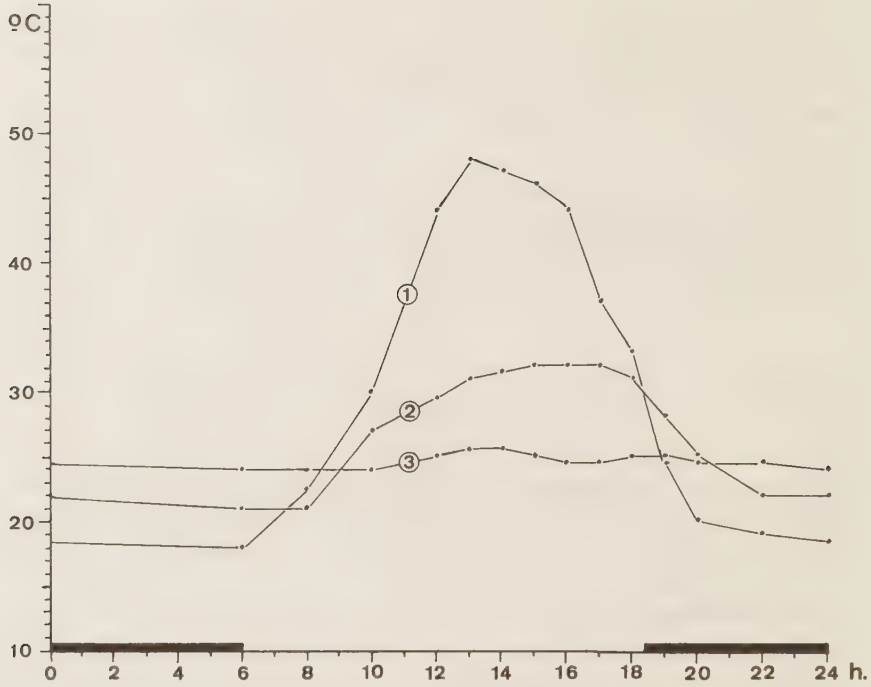


FIGURE 2. — *Températures relevées dans une daya de la Hamada du Guir le 4 avril 1961.*

1 — à la surface du sol.
2 — à 3 cm de profondeur.
3 — à 20 cm de profondeur.

tures moyennes de chaque mois (figure 4), montre que le sol est plus chaud que l'air. De janvier à septembre, sa température est intermédiaire entre les températures moyennes et les maximums moyens de l'air. D'octobre à décembre, elle est très proche des maximums moyens de l'air.

A Béni Abbès où les maximums moyens sont plus élevés de 3 à 4 degrés que ceux de Béni Ounif, la température dans le sol ne doit donc guère dépasser 37 à 38 degrés à 50 centimètres, et reste parfaitement supportable par les Insectes. F. PIERRE a mesuré à cette profondeur 33,4 degrés dans l'erg le 15 juillet 1949. Mais le maximum thermique se place sans doute à Béni Abbès en août, comme à Béni Ounif, et la température du sol des dayas est un peu supérieure à celle des dunes.

En hiver (février 1960), j'ai pu noter 16 degrés à 50 centimètres de profondeur dans une daya, ce qui doit correspondre sensiblement au minimum annuel.

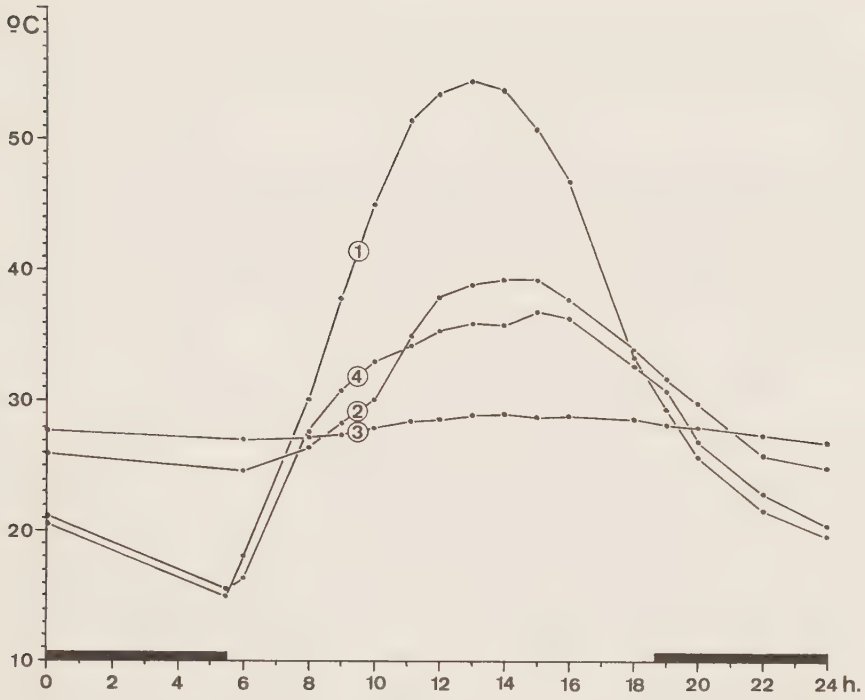


FIGURE 3. — *Températures relevées dans le Grand Erg Occidental le 7 mai 1964.*
1 — à la surface du sable.
2 — à 3 cm de profondeur.
3 — à 20 cm de profondeur.
4 — dans l'air à 1 mètre.

L'humidité.

Le sol est toujours plus ou moins humide, là où vivent les Fourmis, à proximité des plantes vivaces. Même dans un sol apparemment sec, il est souvent possible de déceler une quantité d'eau assez importante, dont une partie peut contribuer à humidifier l'atmosphère des petites cavités du sol.

Dans un litre de sable, par exemple, si on admet 40 % de vides, il suffirait théoriquement de 12 milligrammes d'eau pour saturer l'atmosphère, à 30 degrés, ce qui correspond à une teneur en eau de 0,08 % (densité du sable de quartz 1,56). En réalité une partie importante de l'eau du sol est liée par adsorption ou par combinaison aux particules minérales. C'est ainsi que le point de flétrissement permanent des végétaux, qui correspond à l'absence d'eau utilisable par les racines et, pratiquement, à l'absence d'eau libre, est atteint

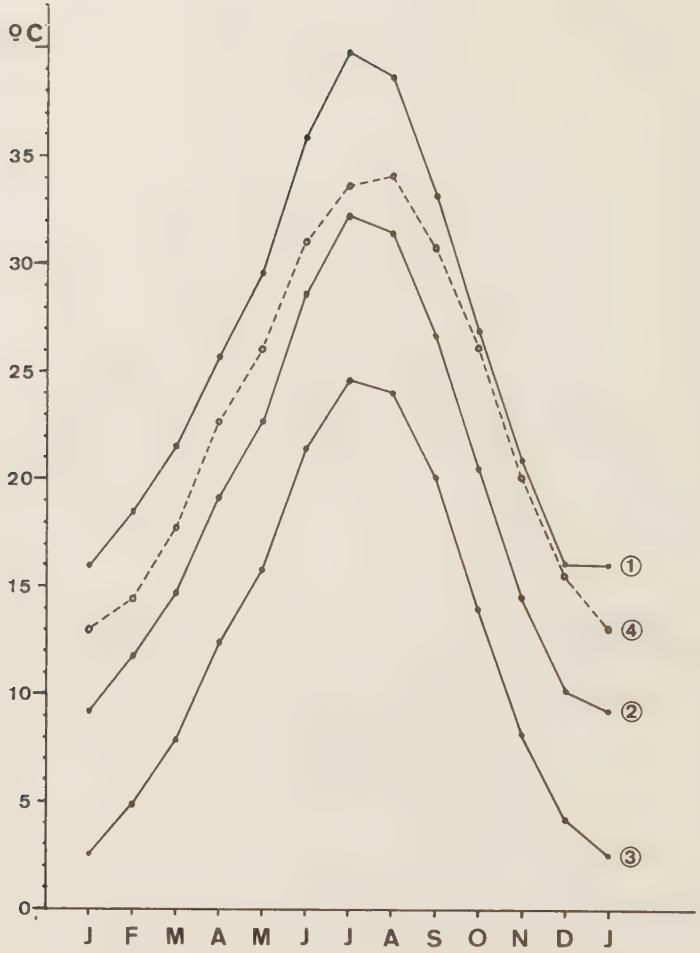


FIGURE 4. — *Températures moyennes à Béni Ounif.*
Air sous abri :
1 — Maximums moyens.
2 — Moyennes.
3 — Minimums moyens.
Sol :
4 — à 50 cm. de profondeur.

dans le sable pour un teneur en eau de 1 à 3 % du poids frais. Dans les sols à particules très fines la quantité d'eau liée est plus importante : le point de flétrissement correspond à une teneur en eau de 16 % dans un limon argileux.

Malgré une teneur en eau appréciable du sol, l'atmosphère de ses petites cavités ne sera donc pas toujours saturée. Deux séries de mesures, effectuées dans l'erg et dans une daya à la fin d'un été sec, le démontrent.

De petits hygromètres à cheveu sont étalonnés à 20 %, 50 % et 100 % d'humidité relative suivant la profondeur à laquelle ils sont destinés. Des trous sont alors forés au voisinage immédiat des nids de Fourmis, les hygromètres sont déposés au fond, puis recouverts d'une demi boîte de Pétri et la terre est remise en place. La lecture est faite au moins 6 heures plus tard. Des échantillons de sol sont prélevés, au moment de cette lecture, pour la détermination de leur teneur en eau.

Le résultat des mesures est exposé dans le tableau 2.

De nombreuses mesures faites au voisinage des nids de Fourmis à différentes saisons, m'ont montré que, même à la fin de l'été, l'air des petites cavités du sol est saturé en eau entre 35 et 60 centimètres de profondeur dans les dayas. Par contre, en dehors de ces dépressions privilégiées, la Hamada du Guir, sur plus des neuf dixièmes de sa surface, et lorsque la dalle rocheuse est suffisamment décomposée pour donner un sol, est à peu près parfaitement sèche; jusqu'à plus d'un mètre de profondeur l'humidité des cavités du sol n'y est guère supérieure à celle de l'air.

Dans les ergs, l'air des cavités du sol n'est saturé que vers 50 à 70 centimètres, à proximité de la couche où le sable est assez humide pour perdre sa fluidité. F. Pierre indique des profondeurs un peu supérieures, mais ses mesures ont été faites dans la dune vive qui n'est jamais colonisée par les Fourmis; les miennes ont toutes été faites dans les creux interdunaires ou au pied des buissons. (Seuls les ergs importants sont toujours humides en profondeur; le sable des dunes isolées est généralement presque parfaitement sec.)

*
**

La « climatisation » par transport d'eau depuis la nappe aquifère et imbibition des parois du nid mise en évidence chez des Termites par P. P. Grassé et C. Noirot (1948) ne semble pas exister chez les Fourmis.

Les boulettes de sel, dont le transport par *Acantholepis frauenfeldi* a été décrit par F. Bernard (1961) ne peuvent humidifier que les parties très sèches du nid; le chlorure de sodium, par exemple, absorbe à 20 degrés centigrades la vapeur d'eau de l'atmosphère dès que l'humidité relative est supérieure à 75 %. (Je n'ai d'ailleurs

Tableau 2. — *Températures et teneurs en eau du sol, humidité relative de l'air de ses petites cavités.*

Cataglyphis bombycina Sable pur 10-9-60 à 12 h 00			
Profondeur en centimètres	Température en degrés	Teneur en eau % du poids sec	Humidité relative %
air à 1 m	36		36
0,1	45	0	
5	39	0	20
10	38	0,1	35
20	35	2,8	40
50	32	3,0	95
Monomorium salomonis Daya 17-9-60 à 9 h 00			
Profondeur en centimètres	Température en degrés	Teneur en eau % du poids sec	Humidité relative %
air à 1 m	26		28
0,1	30	0	
5	22	0	25
10	25	0,5	50
20	28	1,6	80
50	29	3,5	100

jamais observé de telles boulettes dans les terrains salés de Béni Abbès.)

Mais grâce à la transpiration des ouvrières et du couvain, il est vraisemblable que l'humidité de l'air des chambres du nid est plus élevée que celle des cavités inhabitées du sol environnant.

D — *Le climat dans le bois*

Deux espèces de Fourmis, *Crematogaster inermis* et *C. aegyptiacus,* creusent leurs galeries dans le bois des arbustes des ergs :

l'Azel (*Calligonum azel* Maire, Polygonacée) et plus rarement l'Allenda (*Ephedra alata* Dec., Ephedracée).

Les Acacias atteignent une belle taille dans les vallées des monts d'Ougarta, mais leur bois est très dur et je n'y ai jamais observé de nids de Fourmis. Tout au plus les galeries de *C. aegyptiacus* s'insinuent-elles entre le bois et l'écorce d'arbres en mauvais état.

Calligonum azel vit généralement en partie enfoui dans la dune (arbre souterrain). Seules apparaissent les extrémités des rameaux. Mais les Fourmis n'habitent que les vieux individus dont les grosses branches et le tronc sont dégagés, et leurs galeries ne se prolongent guère au-dessous du niveau du sable (Planche III, figure 1).

A cause du petit diamètre des troncs (rarement plus de 10 à 12 centimètres) l'isolation thermique est médiocre (figure 5); au cœur d'un tronc de 10 centimètres de diamètre habité par les Fourmis,

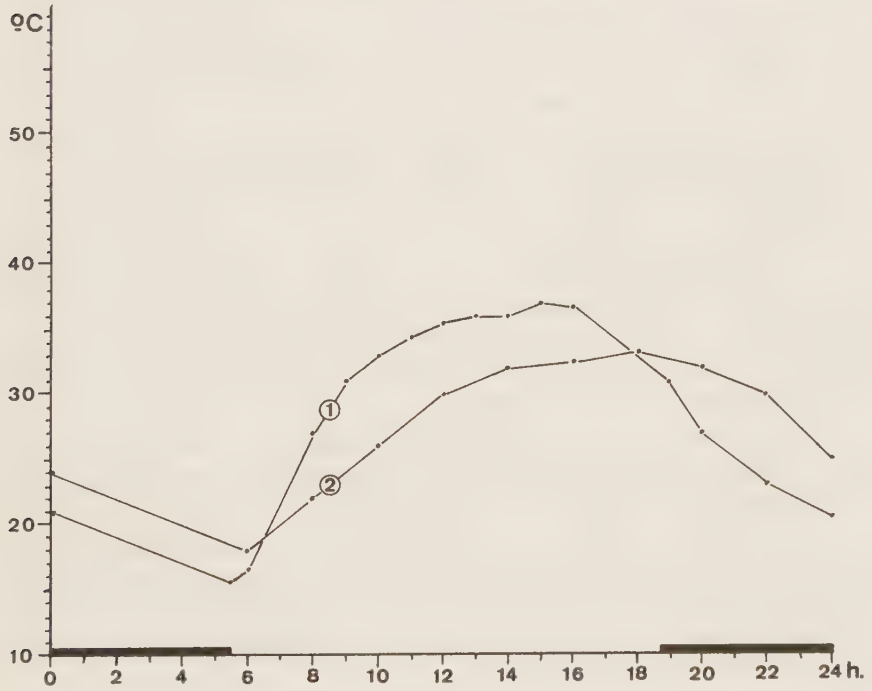


FIGURE 5. — *Températures relevées dans le Grand Erg Occidental le 7 mai 1964.*
1 — dans l'air à 1 mètre.
2 — dans un nid de *Crematogaster inermis* creusé dans un tronc d'Azel de 10 cm de diamètre, à 1 mètre de la surface du sable.

à 1 mètre au-dessus du sable, la variation diurne est de 15 degrés, alors que dans l'air elle est de 21,5 degrés (*).

Je n'ai pas pu mesurer avec précision l'humidité de l'atmosphère des galeries; elle est voisine de la saturation. Le bois d'Azel est très peu consistant et gorgé d'eau : une pression modérée suffit à en faire sourdre de la sève. Le bois d'Allenda est également tendre et très humide.

E — *Conclusions*

Malgré la faiblesse des précipitations, le plus souvent insuffisantes pour les alimenter en eau, des plantes vivaces se développent au Sahara. Dans les ergs, grâce à la perméabilité et au fort pouvoir isolant du sable, la majeure partie de l'eau des pluies est mise en réserve; il y a peut-être également une alimentation en eau non météorique. Dans les autres milieux, le ruissellement arrive à concentrer suffisamment d'eau dans quelques dépressions pour y assurer une imprégnation profonde du sol.

Nous verrons que les Fourmis ne nichent que dans les zones privilégiées où poussent des végétaux vivaces : le sol y est toujours assez humide à faible profondeur pour que l'atmosphère des nids soit saturée de vapeur d'eau.

La température dans le sol, que ce dernier soit sec ou humide, dépend de la température de l'air extérieur. Mais les variations thermiques y sont très affaiblies : à 50 centimètres, seule la variation annuelle reste sensible. Cette profondeur est largement dépassée par les galeries des nids de Fourmis.

Dans les cavités du bois vif, l'humidité est forte et il y a un amortissement de la variation thermique diurne comparable, bien que beaucoup plus faible, à celui qui existe dans le sol.

Par contre, à la surface du sol, et dans les premiers millimètres au-dessus, règnent des conditions très différentes. La température varie énormément : parfois inférieure à 0 degré en hiver, elle atteint et dépasse chaque jour de l'été 50 degrés, température insupportable pour la plupart des êtres vivants.

(*) Greaves (1964) indique que chez les Termites arboricoles la température est plus élevée au niveau du couvain que dans le reste du nid. Je n'ai rien observé de comparable chez ces *Crematogaster* où le couvain est d'ailleurs souvent réparti en plusieurs amas distincts.

La sécheresse de l'air surchauffé est extrême, le sol étant généralement trop sec en surface pour jouer un rôle modérateur.

*
**

Les Fourmis sont donc en présence de deux climats bien différents :

— Dans le nid, à quelques centimètres de profondeur, la température modérée, peu variable, et l'humidité élevée réalisent un climat presque tropical. C'est uniquement dans ce climat que vivent les stades jeunes, couvain et adultes immatures, ainsi que la, ou les femelles fécondes.

— A la surface du sol, la température est très variable et peut atteindre des valeurs excessivement élevées. L'air est généralement très sec. C'est à un climat hyperdésertique que les ouvrières pourvoyeuses s'exposent quotidiennement.

Chapitre III

ÉTUDE DES PRINCIPAUX BIOTOPES DE LA RÉGION ET DE LEUR FAUNE DE FOURMIS

Jusqu'en 1948, si nous savions quelles espèces de Fourmis vivent au Sahara, nous ignorions à peu près tout de leur écologie. C'est F. Bernard qui, au cours des missions de l'Institut de Recherches Sahariennes de l'Université d'Alger, a inauguré une étude d'ensemble de la répartition des Fourmis en fonction des conditions du milieu (principalement nature et caractéristiques du sol).

Il préconise (1958) de compter 50 à 100 nids sur une surface aussi homogène que possible et de calculer le pourcentage des nids de chaque espèce. Cette méthode, valable pour des régions à peuplement entomologique dense, est difficilement utilisable au Sahara : la densité des nids y est très faible, il faudrait prospecter en moyenne une dizaines d'hectares dans les milieux secs pour découvrir 100 nids de Fourmis. Or il est nécessaire d'explorer le terrain très soigneusement pour repérer les nids les plus discrets.

La méthode des carrés délimités sur le terrain et soigneusement explorés est plus utilisable, mais les surfaces classiques, 1 et 100 mètres carrés sont très insuffisantes. F. Bernard en a fait l'essai (1964) : le plus souvent il n'a trouvé aucun nid de Fourmis dans ses carrés.

J'ai adapté cette méthode en recensant tous les nids sur une surface homogène assez étendue : 1 hectare si possible. J'ai parfois réduit cette surface en terrain particulièrement accidenté ou couvert de végétation. Les pourcentages ne sont établis que pour l'ensemble des relevés concernant les biotopes comparables par leur sol et leur flore.

Le recensement des nids n'est pas toujours facile : les pierres ne sont pas souvent utilisées par les Fourmis, comme en Europe ou dans les montagnes élevées du Sahara. Dans les biotopes à sol dur, les nids sont généralement repérables, même si leur orifice est bouché. Un sondage permet alors de vérifier l'identité de l'occupant quant l'aspect

du cratère n'est pas assez caractéristique. Mais pour trouver certains nids particulièrement discrets, il est parfois nécessaire de suivre les ouvrières. Au printemps, quelques espèces héliophiles ne sortent que lorsque le soleil est assez haut sur l'horizon. Par contre plusieurs espèces sont nocturnes et leurs ouvrières disparaissent assez peu de temps après le lever du jour.

Dans les biotopes sableux les espèces nocturnes sont nombreuses, et le vent efface très vite les orifices des nids que les ouvrières n'entretiennent pas. Il est donc impératif d'y effectuer les relevés dès l'aube.

Il n'y a pas de Fourmis véritablement endogées dans les biotopes secs. Les arbres sont assez rares pour que la recherche des nids de Fourmis arboricoles ne présente pas de difficultés.

On peut donc espérer, en prenant quelques précautions, découvrir la totalité des nids. Les sociétés polycaliques étant exceptionnelles en dehors des palmeraies, le nombre des nids correspond à celui des sociétés.

67 relevés effectués dans les biotopes bien caractérisés (couvrant 52,2 hectares, et intéressant près de 600 nids) permettent, sinon de définir des groupements ou des associations bien distinctes, du moins de reconnaître les espèces qui jouent un rôle important dans le peuplement.

Les quatre grands biotopes sahariens déjà définis par les botanistes et par Th. Monod (1951), L. Kocher et A. Reymond (1954), F. Pierre, etc., sont bien représentés autour de Béni Abbès. Cette variété sur une étendue restreinte fait précisément l'intérêt de la région (carte 2).

1 — Les regs (plaines ou surfaces de plateaux dont le sol ferme est couvert de graviers) et les hamadas (plateaux rocailleux) sont souvent difficiles à séparer; l'altération superficielle d'une hamada pouvant donner un reg. Ils sont représentés par la Hamada du Guir et ses dépendances, et par le substrat du Grand Erg Occidental, en particulier à l'Est de Mazzer et de Béni-Abbès. Leur altitude est comprise entre 500 et 650 mètres.

2— Les djebels (montagnes ou collines à pentes accusées) sont représentés par les Monts d'Ougarta. Il s'agit d'une série de plissements paléozoïques orientés Nord-Ouest - Sud-Est qui séparent l'Erg er Raoui de la Hamada du Guir. Leur altitude ne dépasse guère 800 mètres.

3 — Les ergs (massifs de dunes) sont nombreux dans la région.

CARTE 2. — *La région de Béni Abbès*
En pointillé, les ergs. En hachures, les djebels.

Le Grand Erg Occidental, l'Erg er Raoui et les petits ergs des Monts d'Ougerta (Chebbi, Djemel, Atchane, etc.) ont été prospectés.

4 — La vallée à sous-écoulement permanent est celle de la Saoura, avec ses crues qui arrivent jusqu'à Béni Abbès une ou plusieurs fois chaque année. Sa largeur est très variable, sa profondeur est d'une quarantaine de mètres.

Il existe toute une série de biotopes de moindre importance ou faisant transition entre ces grands types. Leur surface totale est faible, leur peuplement myrmécologique dérive de celui des grands biotopes voisins et je les négligerai dans cette étude.

*
**

Ces 4 grands biotopes diffèrent par la nature de leurs sols et surtout par l'abondance et la répartition de leurs ressources hydriques. Ces caractères conditionnent l'aspect et la composition du peuplement végétal.

Même dans les régions où les précipitations sont très faibles, le ruissellement permet souvent une accumulation d'eau dans quelques dépressions de surface minime. La végétation, relativement dense dans les creux sera à peu près inexistante ailleurs. Elle est alors distribuée suivant le mode contracté (Th. Monod, 1954). Ce mode de distribution est en principe caractéristique du Sahara central. Dans les régions méridionales et septentionales du désert, mieux arrosées, la végétation est distribuée suivant le mode diffus : les plantes se dispersent sur toute la surface disponible.

Th. Monod place la limite entre ces deux modes de distribution entre les isohyètes 30 et 50 (Béni Abbès : 32,1 millimètres). Ph. Guinet (1958), par contre, estime que la végétation n'est vraiment contractée qu'au Sud de Foum-el-Kheneg (150 kilomètres au Sud-Est de Béni Abbès). Nous sommes en fait dans une zone de transition : regs et hamadas sont à peu près nus en dehors des dépressions. Les coussins épineux du « chou-fleur de Bou-Hammama » (*Anabasis aretioides* (Coss. et Moq.), Salsolacée) se rencontrent, aux environs de Béni Abbès, presque uniquement à la périphérie des dayas ; dans la région d'Igli (38 kilomètres plus au Nord), ils sont dispersés sur le plateau.

Lorsque la nappe phréatique est accessible, comme dans la vallée de la Saoura, la végétation est assez dense et uniformément répartie.

Les ergs constituent un milieu spécial où la végétation très peu dense reste distribuée suivant le mode diffus; Th. Monod a déjà

observé que dans l'ensemble du Sahara les grands massifs de dunes sont plus riches en eau que les régions voisines.

Les sociétés de Fourmis sont fixes ou très peu mobiles. La plupart sont actives toute l'année; elles ne peuvent subsister que grâce à la flore vivace qui assure directement ou indirectement leur alimentation en toute saison; l'acheb dont le développement est trop irrégulier ne peut être qu'un appoint saisonnier. Outre la nourriture, une forte humidité à l'intérieur du nid est nécessaire (*); or, partout où le sol conserve de l'eau toute l'année prospèrent des plantes vivaces.

La distribution des Fourmis suivra donc celle des plantes : elle se fera suivant le mode contracté dans les djebels et les hamadas, suivant le mode diffus dans la vallée de la Saoura et les ergs.

*
**

Les associations végétales de la région de Béni Abbès ont été étudiées par Ph. Guinet (Carte de la Végétation et notice détaillée 1954, 1958). Je reprendrai sa nomenclature en signalant les espèces dont le rôle biologique est important, et qui ne sont pas toujours les espèces caractéristiques du groupement.

A — *Les hamadas et les regs*

Ils sont à peu près stériles sur la majeure partie de leur surface : la végétation, extrêmement dispersée, est représentée presque uniquement par *Anabasis aretioides*.

Les bordures de hamada, falaises et éboulis, sont un peu mieux pourvus en végétaux mais pauvres en Fourmis. Quelques nids dispersés ne constituent jamais un véritable peuplement.

Les dépressions seront seules étudiées ici. Sur les plateaux, grossièrement circulaires, ce sont les dayas. Vers les bords des plateaux, plus ou moins allongées, elles sont à l'origine de petits oueds qui entaillent profondément les falaises, bien que les écoulements d'eau y soient actuellement très rares. Leur sol est un limon sableux, dont

(*) C'est ainsi que j'ai constaté (avril 1960), que dans quelques stations du Tassili des Ajjer, la mince couche de sol qui repose sur les grès compacts était complètement desséchée après plusieurs mois sans aucune précipitation. Dans ces stations il y avait des sociétés complètes, mortes dans le nid, très vraisemblablement par déshydratation. Dans les dayas de la Hamada du Guir, même en cas de sécheresse prolongée, le sol, épais de plusieurs mètres, conserve un peu d'humidité. Tous les nids de Fourmis y possèdent des galeries qui s'enfoncent très profondément.

l'épaisseur, qui atteint plusieurs mètres dans les grandes dayas, diminue vers les bords; la végétation y est disposée en zones concentriques.

La pseudo-steppe à *Zilla macroptera* Coss. (Crucifère) s'y développe. Les autres végétaux abondants sont *Launaea arborescens* Maire, *Anvillea radiata* Coss. et Dur., *Bubonium graveolens* Maire, (trois Composées), *Lotus jolyi* Batt. (Légumineuse). La plupart sont des buissons épineux qui se défeuillent et dont les jeunes rameaux meurent en cas de sécheresse prolongée. Il y a presque chaque année développement de plantes annuelles entre ces buissons vivaces.

Dans les dayas les plus importantes peuvent pousser quelques *Acacia raddiana* Savi. qui, grâce à la puissance de leurs racines, sont moins sensibles que les buissons au dessèchement estival.

Lorsque le drainage est insuffisant, il peut y avoir accumulation de sels, et apparition de *Tamarix,* d'*Atriplex halimus* L. (Chenopodiacée) et de diverses salsolacées : c'est le cas de la Daïet el Oussakh qui fait transition entre la daya et la sebkha (*).

L'accumulation de sable est assez fréquente et il peut se constituer de petites dunes où prospère *Aristida plumosa* L. (Graminée).

18 relevés, couvrant 15,3 hectares ont permis de trouver 160 nids appartenant à 11 espèces, avec une densité moyenne un peu supérieure à 10 nids à l'hectare (Tableau 3).

Pour chaque espèce sont donnés :
— le nombre de nids recensés,
— la fréquence (pourcentage du nombre de nids de cette espèce par rapport au nombre total des nids).
— la constance (pourcentage du nombre de relevés où l'espèce est présente par rapport au nombre total de relevés).

Quelques espèces sont représentées par moins de 5 nids dans chaque série de relevés. Seule la fréquence de l'ensemble de ces espèces est indiquée.

Cinq espèces ont une constance supérieure à 25 % ; elles occupent 84 % des nids, ce sont :

— *Monomorium salomonis,* Fourmi de petite taille, capable de tirer parti de toute source de nourriture animale ou végétale. Ses nids sont très peuplés.

— *Messor aegyptiacus,* moissonneuse de forte taille dont les nids sont fréquemment situés au bord des dayas, à la limite de la végétation.

(*) Fond de dépression fermée : zone d'évaporation pour les eaux de ruissellement ou pour une nappe souterraine, caractérisée par la présence de dépôts salins et l'absence de végétation.

Tableau 3. — *Peuplement des dayas des hamadas et des regs*

Espèces	Nombre de nids	Fréquence %	Constance %
Monomorium salomonis	42	26,3	83,3
Messor aegyptiacus	33	20,6	61,1
Cataglyphis albicans	25	15,6	61,1
Camponotus thoracicus	19	11,9	50,0
Cataglyphis emmae	15	9,4	33,3
Cardiocondyla batesii	9	5,6	16,7
Acantholepis frauenfeldi	7	4,4	22,2
Cataglyphis bombycina	6	3,7	16,7
Crematogaster aegyptiacus	2	2,5	
Monomorium santschii	1		
Cataglyphis bicolor	1		

— *Cataglyphis albicans, C. emmae* et *Camponotus thoracicus,* trois grandes espèces insectivores, sont le plus souvent représentées ici par de petites sociétés, comportant quelques dizaines d'ouvrières pour les deux premières espèces, quelques centaines pour la dernière.

Parmi les espèces à faible constance, *Cardiocondyla batesii,* abondante dans la vallée de la Saoura, n'habite que les dayas les plus riches en végétation. *Acantholepis frauenfeldi* se rencontre surtout en terrain salé et *Crematogaster aegyptiacus* est liée aux arbres qui sont rares dans les dayas. *Cataglyphis bombycina* ne vit dans les dayas que si elles sont largement envahies par le sable.

*
**

Les cinq espèces à constance élevée dominent largement le peuplement et cohabitent dans presque toutes les dayas de surface importante et dont la végétation est bien développée. Leur constance serait nettement plus élevée si tous les relevés avaient été faits dans de telles dayas.

Mais j'ai également exploré de petites dayas assez sèches, où les plantes sont rares et rabougries. *Monomorium salomonis, Messor*

aegyptiacus et *Cataglyphis albicans* y sont souvent les seules Fourmis. Leur peuplement n'y montre pas toujours l'équilibre habituel entre espèces végétariennes et espèces carnivores; il peut à la limite être réduit à une ou à deux espèces représentées chacune par plusieurs petites sociétés.

B — *Les djebels*

Les sommets sont généralement parfaitement dénudés et les Insectes y sont rares.

Sur les pentes et surtout dans les éboulis se développent d'assez nombreux végétaux. Mais leur faible densité et l'absence presque complète de sol (les racines se glissent dans les fissures du rocher) ne sont pas favorables aux Fourmis.

Dans le fond des oueds, par contre, s'est accumulé un sol de nature variable, parfois riche en limon, parfois très sableux, contenant toujours de nombreuses pierres plus ou moins roulées. L'eau y est relativement abondante et la flore est dense. Les Fourmis y sont nombreuses et c'est là qu'ont été faits les recensements.

La végétation caractéristique de ces oueds de djebels est la pseudo-steppe à *Acacia raddiana* et *Panicum turgidum Forsk.* (Graminée). L'Acacia qui, dans les dayas, reste généralement un gros buisson, est ici un bel arbre. En plus des deux espèces caractéristiques, on trouve les espèces communes des dayas et *Lasiurus hirsutus* Boiss., *Pennisetum dichotomum* Forsk. (deux Graminées), *Randonia africana* Coss. (Résédacée), *Pituranthos chloranthus* Benth. et Hook. (Ombellifère), *Antirrhinum ramosissimum* Coss. et Dur. (Scrofulariacée).

Dans les zones ensablées vivent *Ephedra alata*, *Retama retam* Webb. (Légumineuse) et des *Aristida*.

Plus encore que dans les dayas, le développement d'acheb est fréquent entre les plantes vivaces.

21 relevés couvrant 14 hectares ont permis de recenser 208 nids. La densité moyenne est de 15 nids par hectare (Tableau 4).

Si on regroupe, comme pour le peuplement des dayas, les espèces dont la constance est supérieure à 25 %, on constate que 7 espèces occupent 93 % des nids.

Les cinq espèces dominantes dans les dayas conservent leur suprématie, mais ici les nids des *Camponotus* et des *Cataglyphis* sont souvent très peuplés.

Tableau 4. — *Peuplement des oueds de djebels*

Espèces	Nombre de nids	Fréquence %	Constance %
Monomorium salomonis	82	39,4	95,3
Messor aegyptiacus	36	17,3	76,2
Camponotus thoracicus	24	11,5	52,4
Cataglyphis bombycina	16	7,7	61,9
Cataglyphis albicans	15	7,2	47,6
Crematogaster aegyptiacus	13	6,3	38,1
Cataglyphis emmae	8	3,9	33,3
Cataglyphis bicolor	5	2,4	14,3
Acantholepis frauenfeldi	3	4,3	
Monomorium chobauti	3		
Pheidole pallidula	3		

Cataglyphis bombycina est favorisée par le sable qui envahit souvent largement les oueds.

L'abondance des arbres et des gros buissons permet à *Crematogaster aegyptiacus* de peupler ce biotope avec une constance notable.

Parmi les espèces peu fréquentes, *Monomorium chobauti* n'apparaît qu'avec les peuplements d'*Aristida* qui se développent sur les sables plus ou moins stabilisés. Cette petite Fourmi moissonneuse montre en effet une prédilection très nette pour les graines de ces Graminées.

Si les mêmes espèces de Fourmis dominent dans les oueds et dans les dayas, c'est que ces deux biotopes ne sont pas fondamentalement différents.

D'une part, si les petites dayas ont une flore très pauvre, les plus grandes dayas, relativement humides, ont une flore qui comprend beaucoup d'espèces abondantes dans les oueds. Il peut même y pousser des Acacias. Tous les intermédiaires existent entre ces deux types de dayas.

D'autre part, à la limite de la zone d'épandange d'un oued, les arbres disparaissent, le peuplement végétal se raréfie et seuls subsis-

tent les buissons caractéristiques des dayas : *Zilla* et *Launaea* principalement.

C — *Les ergs*

Ils constituent le milieu le plus typique du Sahara. Le sable mobile y crée des conditions très particulières et influence fortement le peuplement.

Dans les grands ergs prospère la pseudo-steppe à *Calligonum azel* et *Danthonia fragilis* Guinet et Sauvage (Graminée). Outre la Graminée vivace *Aristida pungens* Desf. qui est l'espèce la plus répandue, les végétaux de l'erg sont en majorité des buissons: *Ephedra alata, Retama retam, Genista saharae* Coss. et Dur. (Légumineuse) et *Scrofularia saharae* Batt. et Trab. (Scrofulariacée). Les chamephytes (plantes vivaces de petite taille) sont peu fréquentes et les plantes annuelles à peu près inexistantes.

La morphologie de l'erg influe sur la couverture végétale : les parties les plus accidentées ne portent guère que des *Calligonum* très dispersés ; dans les zones plus plates, les espèces sont variées et relativement denses.

Cette végétation ne se rencontre que dans les zones peu fréquentées ; à proximité des puits, la destruction des buissons par le bétail et par les bergers peut ne laisser subsister qu'*Aristida* (pseudo-steppe à *A. pungens*).

Les bordures des ergs ont une flore un peu différente avec apparition de *Calligonum comosum* L'Her. et des Salsolacées *Traganum nudatum* Del. et *Cornulaca monacantha* Del. lorsque l'épaisseur du sable est faible.

Dans les ergs mineurs, la flore est appauvrie par disparition des buissons (*Calligonum azel* en premier lieu).

Il faut exclure de l'erg les « gassis », couloirs interdunaires à sol horizontal, dur et caillouteux, dont la flore et la faune sont bien différentes de celles des dunes. Les « feïdjs » qui sont des couloirs, et les « tayerts », qui sont des dépressions plus ou moins circulaires, situés entre les dunes, ont un sol horizontal formé de sable vif. Ils peuvent être considérés comme faisant partie de l'erg. Mais la couche de sable y est souvent peu épaisse et traversée par des buttes de sol compact qui permettent à des espèces non sabulicoles de vivre à côté des véritables habitants des dunes.

20 relevés couvrant 15 hectares n'ont permis de recenser que 98 nids. La densité moyenne est de 6,5 nids à l'hectare. Les relevés ont été faits pour la plupart dans les zones peu accidentées de l'erg qui sont les plus riches en végétation, et autant que possible dans des régions peu pâturées (Tableau 5).

Tableau 5. — *Peuplement des ergs*

Espèces	Nombre de nids	Fréquence %	Constance %
Monomorium chobauti	22	22,4	45
Messor arenarius	16	16,3	45
Crematogaster aegyptiacus	10	10,2	30
Cataglyphis bombycina	9	9,2	35
Cataglyphis lucasi	9	9,2	40
Messor caviceps	8	8,2	40
Messor aegyptiacus	8	8,2	25
Crematogaster inermis	6	6,1	20
Camponotus thoracicus	5	5,1	20
Monomorium salomonis	3	5,1	
Leptothorax naeviventris	1		
Oxyopomyrmex emeryi	1		

La surface d'un hectare qui est imposée par la nécessité d'explorer à fond le terrain est nettement insuffisante pour un peuplement aussi dilué : la faible constance des espèces dominantes, qui n'atteint pas 50 %, en témoigne.

Les six espèces dont la constance est supérieure à 25 % occupent 75,5 % des nids.

Cinq d'entre elles sont des sabulicoles spécialisées :

Monomorium chobauti vit partout dans l'erg; sa graminée nourricière, *Aristida pungens,* est très répandue et c'est la seule plante qui résiste de façon satisfaisante au surpâturage et à l'exploitation par les nomades.

Messor arenarius et *Messor caviceps* n'existent pas en dehors des

deux grands ergs dans la région étudiée. (*M. arenarius* n'est pourtant pas strictement sabulicole au Nord du Sahara et sur les Hautes Plaines). Ces deux espèces constituent généralement des sociétés puissantes. Malgré leur régime alimentaire beaucoup moins spécialisé que celui de l'espèce précédente, elles disparaissent en général des régions à flore appauvrie.

Cataglyphis bombycina montre, dans tous les milieux, une nette prédilection pour les accumulations de sable; sa présence dans l'erg n'est donc pas surprenante.

Cataglyphis lucasi est strictement cantonnée dans les ergs, grands ou petits.

Les autres espèces, à l'exception peut-être du rare *Leptothorax naeviventris* ne sont pas des sabulicoles.

Crematogaster aegyptiacus ne vit ici, comme son congénère *C. inermis* que dans les troncs et les grosses branches de *Calligonum azel* (exceptionnellement d'*Ephedra alata*). Les arbustes de grande taille sont rares, et n'abritent jamais qu'une seule société. Ces deux espèces s'excluant ainsi mutuellement, il n'est pas sans intérêt de calculer la constance du genre *Crematogaster :* celle-ci est de 45 %. Les constances des espèces inféodées à l'erg sont alors remarquablement homogènes.

Messor aegyptiacus et *Oxyopomyrmex emeryi* ne nichent que dans les buttes de sol dur qui émergent du sable dans certains tayerts. *Camponotus thoracicus* et *Monomorium salomonis* profitent de ce que les débris de rameaux accumulés au pied des buissons arrivent parfois à fixer suffisamment le sable.

Dans les ergs secs ou de petite superficie, certaines espèces végétales disparaissent. L'absence de *Calligonum azel* entraîne évidemment celle des *Crematogaster.* Un appauvrissement plus marqué de la flore provoque la disparition des *Messor* et de *Cataglyphis lucasi.*

Dans les plus petits ergs ne subsistent que *Cataglyphis bombycina* et *Monomorium chobauti* qui nichent alors entre les dunes, dont le sable est très sec et très mobile. Ces 2 espèces se contentent de faibles accumulations de sable et peuvent vivre dans les dayas et dans les oueds ensablés.

D — *La vallée de la Saoura*

Je n'étudierai ici que le fond de la vallée : le lit de la Saoura et les terrasses alluviales les plus basses, susceptibles d'être submergées

lors des grandes crues. Les terrasses élevées, très sèches, sont de véritables petits regs.

Le sol est généralement formé d'éléments fins, sable ou petits graviers agglomérés par du limon. L'alimentation en eau est abondante et constante grâce à l'infero-flux, et permet aux plantes de ne pas subir d'arrêt de végétation. Mais la salure des alluvions impose une végétation originale, la pseudo-steppe à *Tamarix articulata* Vahl.

En divers points de la rive gauche existent des sources d'eau douce (alimentées par la nappe phréatique du Grand Erg) qui dessalent les alluvions. Mais ces zones privilégiées sont défrichées et cultivées, leur flore et, vraisemblablement, leur faune originales, ont disparu.

Là où la végétation halophile n'a pas trop souffert, elle est dense, mais l'espèce caractéristique est rare : elle n'existe plus guère que protégée et exploitée pour son bois dans les jardins. Le lit de la Saoura est surtout garni de *Tamarix* buissonnants, *T. pauciovulata* J. Gay et *T. speciosa* Ball., et de nombreuses salsolacées, *Atriplex halimus* L., *Suaeda fruticosa* Forsk. etc., qui caractérisent des faciès plus ou moins humides et salés.

Certaines zones (près d'Hassi Zguilma par exemple) sont ensemencées en céréales après les crues. Mais en l'absence de défrichage sérieux, la faune n'est guère modifiée.

L'inondation des nids est bien supportée par la plupart des Fourmis. Les *Cataglyphis,* bien qu'elles soient capables de résister à une submersion de quelques heures, sont généralement assez rapides pour quitter leur nid. Les crues moyennes, qui ne ravinent pas trop les alluvions, sont ainsi de peu d'effet sur le peuplement.

8 relevés, couvrant 7 hectares ont permis de recenser 131 nids avec une densité moyenne de 18 nids par hectare. La surface prospectée est faible, mais le peuplement est dense, et la constance de la plupart des espèces est très élevée (Tableau 6).

Acantholepis frauenfeldi est considérée comme halophile ; elle est surtout favorisée par les peuplements de *Tamarix* dont elle exploite les fleurs et les cochenilles souvent très nombreuses. Peu commune ailleurs, elle est largement dominante dans la vallée.

Monomorium salomonis est encore dans ce milieu une espèce très commune.

Cataglyphis bombycina niche dans les accumulations de sable, parfois également dans les alluvions consolidées.

Tableau 6. — *Peuplement de la vallée de la Saoura*

Espèces	Nombre de nids	Fréquence %	Constance %
Acantholepis frauenfeldi	34	26,0	87,5
Monomorium salomonis	26	19,9	100
Cataglyphis bombycina	16	12,2	87,5
Camponotus thoracicus	12	9,1	75
Cardiocondyla batesii	12	9,1	62,5
Cataglyphis bicolor	9	6,9	62,5
Cataglyphis albicans	8	6,1	50
Messor aegyptiacus	8	6,1	50
Camponotus alii	4	4,6	
Cataglyphis emmae	1		
Monomorium subopacum	1		

Cardiocondyla batesii est une Fourmi minuscule; l'orifice de ses nids est très étroit (moins de 2 milimètres) et n'est pas souligné par des déblais. Les ouvrières, peu nombreuses et médiocrement actives, fourragent isolément. Aussi la fréquence de cette espèce est-elle sûrement sous-estimée.

Cataglyphis bicolor constitue souvent dans ce milieu de très grosses sociétés (dans les oueds de djebels où l'espèce est assez rare, les nids sont toujours peu peuplés et les ouvrières de petite taille).

Ces deux dernières espèces sont communes en Berbérie, mais rares dans les biotopes franchement désertiques; elles sont ici abondantes, ayant manifestement profité du milieu humide constitué par la Saoura pour étendre leur territoire vers le sud.

Messor aegyptiacus semble craindre l'excès d'humidité et niche de préférence dans les terrasses élevées.

Camponotus alii, Monomorium subopacum, deux espèces banales en Berbérie, sont incapables de vivre loin des lieux arrosés; elles ne sont abondantes que dans les jardins.

Le peuplement de la vallée est composé pour une moitié d'espèces des dayas et des oueds de djebels. *Acantholepis frauenfeldi* occupe à

elle seule un quart des nids. Le quart restant est habité par des Fourmis très répandues en Berbérie mais qui, au Sahara, entrent dans la catégorie des espèces hygrophiles définie plus haut.

*
**

Les palmeraies ont été développées aux dépens de la tamariçaie : elles constituent actuellement un milieu artificiel tout à fait original. Le sol y est ombragé, enrichi en matières organiques ; l'arrosage à l'eau douce est régulier. La variété des essences cultivées fournit des ressources alimentaires abondantes toute l'année. Aussi le peuplement est-il dense et riche en espèces (17 dans la palmeraie de Béni Abbès).

Des espèces communes dans la vallée colonisent les zones assez sèches et épargnées par les labours (chemins, bases des murs de clôture, jardins abandonnés). Ce sont : *Cardiocondyla batesii, Messor aegyptiacus, Monomorium salomonis, Acantholepis frauenfeldi, Camponotus thoracicus, Cataglyphis bicolor, C. bombycina* et plus rarement *C. albicans*. Quelques sociétés de *Crematogaster aegyptiacus* sont établies dans les fourrés de *Tamarix* qui séparent les jardins du lit de la Saoura.

Des espèces berbères plus ou moins hygrophiles sont très abondantes : *Pheidole pallidula* et *Monomorium subopacum* dans les zones sèches, *Camponotus alii* et *Plagiolepis schmitzi* dans les jardins bien arrosés et au voisinage des canaux d'irrigation. *Cardiocondyla nuda* vit en petites sociétés dans quelques jardins (*). *Paratrechina jaegerskjoeldi,* répandue tout autour de la Méditerranée, se rencontre à peu près uniquement dans les remblais des canaux d'irrigation principaux, où l'eau circule tous les jours.

Deux espèces, enfin, sont très localisées et peut-être d'importation récente : *Camponotus lateralis* (dans les *Tamarix*) et un *Leptothorax* noirâtre voisin de *L. tuberum*.

(*) Cette espèce est abondante dans une pelouse à *Polypogon monspeliensis* L. très humide, au Kheneg Aatène (dans les Monts d'Ougarta). Un seuil rocheux provoque l'affleurement des eaux de l'inferoflux de l'oued, qui alimentent quelques mares permanentes. Les troupeaux qui s'y abreuvent, piétinent le sol et l'enrichissent en matières azotées. Trois espèces vivent là : *Cardiocondyla nuda, Ponera ragusae, Tetramorium semilaeve.*

E — *Conclusions*

De nombreuses prospections plus sommaires m'ont permis de confirmer les résultats de ces relevés; les conclusions qu'on peut en tirer sont valables pour toutes les espèces dominantes et pour les espèces qui ont une constance élevée.

La densité du peuplement est toujours faible. Elle atteint son minimum dans l'erg (où pourtant seules les zones à végétation relativement dense ont fait l'objet de relevés). Elle est un peu plus élevée dans les oueds de djebels et les dayas, mais il ne faut pas perdre de vue qu'il se produit là une concentration des êtres vivants ; les dayas occupent 4 à 8 % de la surface de la hamada à l'ouest de Béni Abbès; le fond des oueds occupe une surface à peine supérieure, dans les monts d'Ougarta, aux environs du Kheneg et Tlaya (d'après des mesures faites sur des photographies aériennes de l'Institut Géographique National). Par contre, la tamariçaie, dont le peuplement est uniformément réparti et relativement dense, occupe une partie importante de la vallée de la Saoura.

*
**

Dans la région étudiée, 22 espèces de Fourmis vivent loin des jardins et des points d'eau permanents. (En plus des 21 espèces citées dans les relevés, *Tetramorium semilaeve* vit dans quelques oueds et dans quelques dayas). 14 d'entre elles ont une constance supérieure à 25 % ; le tableau 7 rappelle, pour chaque espèce, le nombre des nids recensés dans les 4 biotopes étudiés, et donne leur nombre total.

On peut constater que 6 espèces (*Messor aegyptiacus, Monomorium salomonis, Acantholepis frauenfeldi, Camponotus thoracicus, Cataglyphis albicans* et *C. bombycina*) constituent l'essentiel du peuplement et occupent 73,4 % des nids recensés. *Monomorium salomonis* à elle seule en occupe un peu plus de 25 %.

5 de ces Fourmis ne nichent jamais dans le sable vif : si on exclut les ergs, leur dominance est encore plus nette, elles occupent 82,4 % des nids des biotopes à sol compact. *Monomorium salomonis* en occupe 30 %.

Ces espèces font preuve d'une grande plasticité écologique en peuplant les dayas les plus sèches aussi bien que la vallée de la Saoura

Tableau 7. — *Espèces à constance élevée*

Espèces	Nombre total de nids dans les relevés				
	Dayas	Djebels	Ergs	Saoura	Total
Monomorium salomonis	42	81	3	26	152
Messor aegyptiacus	33	36	8	8	85
Camponotus thoracicus	19	24	5	12	60
Cataglyphis albicans	25	15		8	48
Cataglyphis bombycina	6	16	9	16	47
Acantholepis frauenfeldi	7	3		34	44
Monomorium chobauti		3	22		25
Crematogaster aegyptiacus et C. inermis(*)	2	13	16		31
Cataglyphis emmae	15	8		1	24
Cardiocondyla batesii	9			12	21
Messor arenarius			16		16
Cataglyphis bicolor	1	5		9	15
Cataglyphis lucasi			9		9
Messor caviceps			8		8
Total	160	208	98	131	597

(*) Les 2 espèces sont comptées ensemble dans les ergs.

et les palmeraies. Mais, à l'exception de *Cataglyphis bombycina,* elles sont incapables de nicher dans le sable vif.

Ces Fourmis, à l'exception de *Cataglyphis bombycina,* sont largement répandues hors du Sahara : certaines vivent même dans les régions littorales de la Berbérie. Dans les régions les plus arides que j'ai pu prospecter (erg Chech, bordure Est du Tademaït) on trouve encore *Cataglyphis albicans* et *C. bombycina, Monomorium salomonis* et *Acantholepis frauenfeldi,* là où quelques plantes vivaces arrivent à se maintenir.

*
**

L'erg est le seul des 4 biotopes étudiés à posséder un peuplement original : sur 7 espèces qui sont communes dans les dunes, 4 ne se rencontrent pas ailleurs dans la région de Béni Abbès. Ce sont *Messor arenarius*, *M. caviceps*, *Crematogaster inermis* et *Cataglyphis lucasi*. Les espèces dominantes dans les oueds et les dayas (*Messor aegyptiacus*, *Camponotus thoracicus* et *Monomorium salomonis*) sont ici très localisées, ne vivant que dans les affleurements de sol compact.

Les dayas, les oueds des djebels et les ergs sont des biotopes vraiment désertiques : en particulier leur alimentation en eau dépend des pluies locales.

La vallée de la Saoura, au contraire, n'est pas un milieu désertique, bien qu'elle soit située dans les limites géographiques du Sahara: l'eau qui imbibe les alluvions provient en grande partie des précipitations qui tombent sur le Grand Atlas. *Cataglyphis bicolor* et *Cardiocondyla batesii* y ont une constance élevée, mais sont peu communes dans les biotopes secs : elles ne peuvent pas être considérées comme des espèces bien adaptées aux conditions désertiques.

Il reste ainsi 12 espèces de Fourmis véritablement sahariennes. Leur éthologie et les principaux caractères physiologiques qui leur permettent de prospérer dans un pays aux ressources précaires et au climat très dur méritent une étude détaillée qui fera l'objet des chapitres suivants. *Crematogaster inermis*, malgré sa faible fréquence, sera étudiée en même temps que son congénère *C. aegyptiacus*.

*
**

Je comparerai à ces espèces du désert deux Fourmis particulièrement communes dans les jardins de Béni Abbès (*Cataglyphis bicolor* et *Monomorium subopacum*) et quelques Fourmis provençales qui vivent dans les biotopes les plus secs des environs de Marseille : Massifs de Saint Cyr et de Marseille Veyre.

Pour chaque genre, j'ai choisi une espèce de taille comparable à celles de ses congénères sahariens :

Messor barbarus Linné
Crematogaster scutellaris Olivier
Camponotus sylvaticus Olivier
Cataglyphis cursor Fonscolombe.

Comme il n'existe en France ni *Acantholepis*, ni *Monomorium* comparable à *M. salomonis* et à *M. chobauti*, j'ai étudié une petite Fourmi très commune : *Pheidole pallidula* Nylander.

Chapitre IV

LE PROBLÈME DE L'EAU. ÉBAUCHE D'ÉTUDE PHYSIOLOGIQUE

Pour tous les habitants du Sahara, la conservation de l'eau offre de grandes difficultés. L'approvisionnement est malaisé : il n'y a pratiquement pas d'eau libre, les précipitations sont très rares et le sol est parcimonieusement humecté. Les pertes, par contre, sont facilement élevées : l'air très sec et les hautes températures entraînent une évaporation intense.

*
**

De nombreux travaux sur le cycle de l'eau chez les Arthropodes (E.B. Edney, J.W.L. Beament, P.A. Buxton, K. Mellanby, L.B. Barton-Browne, etc.), ont permis de préciser les modalités d'approvisionnement et de perte.

Les gains se font :

1 — par ingestion directe d'eau.

2 — grâce à l'eau d'imbibition des aliments.

3 — par production d'eau métabolique.

4 — pour quelques espèces, par absorption à travers la cuticule.

Les pertes se font :

1 — par excrétion et par sécrétion. Ces deux fonctions sont favorisées au Sahara par les hautes températures qui entretiennent un métabolisme élevé.

2 — par transpiration. La transpiration dépend de la perméabilité propre de la cuticule, qui est directement affectée par les températures élevées, et du déficit de saturation, toujours grand au Sahara. En climat tempéré, les pertes par transpiration sont déjà relativement importantes chez les Insectes, et pour beaucoup d'espèces limitent étroitement l'habitat. Au Sahara, les Fourmis sont particulièrement menacées de dessication : le rapport de leur surface à leur volume est élevé du fait de leur petite taille.

*
**

J'ai donc entrepris une étude du cycle de l'eau chez les espèces qui jouent un rôle important dans le peuplement de la région, en m'attachant spécialement aux pertes par transpiration.

Il est pratiquement impossible d'établir un bilan exact des gains et des pertes d'eau chez les Fourmis ; j'ai pu en étudier les facteurs principaux, comparant les espèces sahariennes entre elles, avec des espèces vivant près des rives de la Méditerranée, et avec des Insectes ayant fait l'objet d'études maintenant classiques tels que *Rhodnius* et *Tenebrio*.

A — *Les gains d'eau*

1 — L'eau peut être absorbée à l'état libre. La pluie et la rosée sont trop exceptionnelles au Sahara pour être directement utilisables par les Insectes. Il est possible que des condensations se produisent près de l'entrée du nid. L'air des cavités du sol, à quelques décimètres de profondeur est tiède et saturé d'humidité. Il peut circuler dans les galeries et entrer en contact près de la surface avec un sol relativement frais, en fin de nuit par exemple. Les Fourmis sont capables de lécher les grains de sable humides pour en récupérer l'eau.

2 — C'est presque uniquement avec leurs aliments que les Fourmis ingèrent de l'eau. Les espèces carnivores ou lécheuses d'Homoptères ont une nourriture très aqueuse. Pour les espèces moissonneuses, l'approvisionnement est moins abondant, mais appréciable cependant. Elles récoltent parfois des morceaux de tiges et des graines vertes. Mais le plus souvent, elles transportent des graines mûres ou, plus rarement, des débris secs, qui sont stockés dans le nid avant d'être consommés. Les greniers ont une atmosphère très humide, et les graines y absorbent de la vapeur d'eau.

Cette absorption, assez rapide, n'est pas très considérable : 3 lots de graines conservées à 20 % d'humidité relative environ au laboratoire ont été maintenus 48 heures à 90 % d'humidité relative. Les teneurs en eau (par rapport au poids frais) sont les suivantes :

	à 20 %	après 48 h à 90 %
orge	7,5 %	17 %
blé	8 %	15 %
hyoscyamus	8,5 %	20 %

L'absorption d'eau est très inférieure à celle que P. A. Buxton (1932) a pu mettre en évidence dans des « débris végétaux » dont il ne précise pas autrement la nature. Exposés à l'humidité nocturne, ces derniers arrivent à retenir 60 % de leurs poids d'eau.

3. — L'eau métabolique constitue une ressource importante. Certains Insectes peuvent maintenir et même accroître leur poids, lorsqu'ils sont nourris de substances pratiquement sèches : *Tribolium, Dermestes, Ephestia* (G. Fraenkel et M. Blewett, 1944). Les Fourmis moissonneuses consomment surtout des protides et des glucides : 100 grammes d'orge perlé sec fournissent par oxydation 53,7 grammes d'eau (K. Schmidt Nielsen, 1965), 100 grammes d'orge ayant absorbé 20 % d'eau pour avoir séjourné dans un grenier de *Messor* fourniront finalement 63 grammes d'eau. Les Fourmis carnivores ont une alimentation souvent riche en lipides : l'oxydation de 100 grammes de graisse produit 107 grammes d'eau.

4 — L'absorption d'eau à travers le tégument n'est pas possible chez les Fourmis. Elles se déshydratent dès que l'atmosphère n'est pas saturée d'humidité. J'ai placé des ouvrières de *Messor, Camponotus, Cataglyphis* ayant subi des pertes d'eau (5 à 10 % de leur poids initial) en atmosphère saturée. Quelles que soient la température et la durée de l'expérience, elles se sont montrées incapables de récupérer leur poids d'origine tant qu'elles n'avaient pas de liquide à leur disposition.

B — *Les pertes d'eau*

1 — L'excrétion consomme généralement très peu d'eau chez les Insectes. (Bien que le rectum soit plein de liquide, il semble être rarement vidé.)

La sécrétion de salive n'est pas appréciable.

Celle de venin peut être considérable chez quelques Formicidae (*Camponotus thoracicus* par exemple). Mais son évacuation ne se fait que rarement et sous l'effet de violentes excitations.

L'ensemble de ces pertes est minime. Des ouvrières de *Messor aegyptiacus, Cataglyphis bombycina* et *Camponotus thoracicus* conservées en atmosphère pratiquement saturée, (99,5 % d'humidité relative au-dessus d'une solution sursaturée de sulfate de potassium), à 30

degrés pendant 24 heures, ne perdent que 1 à 4 % de leur poids. Les différences avec les pertes subies par les témoins exposés dans les mêmes conditions (Fourmis tuées, ou Fourmis dont la bouche et la région cloacale ont été vaselinées) ne sont pas significatives.

2 — La perte d'eau par transpiration est par contre très importante. S'il est toujours facile de la mettre en évidence, son étude détaillée est extrêmement complexe à cause du grand nombre de facteurs qui entrent en jeu. Concernant les rapports entre les Fourmis et leur milieu, deux problèmes m'ont paru spécialement intéressants :

— la détermination de la perte d'eau maximum que les Fourmis peuvent supporter;

— la détermination des vitesses de perte d'eau en fonction de la température et de l'humidité relative de l'air.

La comparaison des Fourmis sahariennes avec les Fourmis provençales doit permettre de déceler une adaptation du tégument à la sécheresse.

Méthodes

L'excrétion et la sécrétion étant négligeables pendant un temps assez court, on peut admettre que la perte d'eau par transpiration correspond à la perte de poids mesurée chez les Insectes en expérience. Ceux-ci sont placés dans des tubes de verre, larges et courts, fermés par une toile métallique. Les tubes sont exposés en exsiccateur à des atmosphères dont l'humidité est entretenue par des solutions salines sursaturées ou de l'acide sulfurique concentré. L'humidité est contrôlée à l'aide de petits hygromètres, régulièrement réétalonnés, placés dans l'exsiccateur. Cinq à huit minutes après l'introduction d'un tube de Fourmis, l'humidité relative a repris sa valeur d'équilibre.

La température a été contrôlée soit dans les exsiccateurs, soit dans l'étuve qui les contenait.

A condition que les Insectes y soient largement étalés, le tube ne modifie pas la vitesse de deshydratation; il n'y a pas de différences significatives entre les pertes d'eau de Fourmis placées dans ce dispositif et celles de Fourmis exposées dans un verre de montre. J'ai donc toujours utilisé les tubes qui permettent de tester dans les mêmes conditions Fourmis vivantes et Fourmis tuées.

J'ai utilisé des lots de Fourmis de 100 milligrammes environ, ce qui représente 100 à 150 ouvrières pour les petites espèces et 4 à 5 pour les plus grosses. Chaque expérience a été faite sur au moins 4 lots de Fourmis. Les chiffres retenus sont les moyennes.

Cette méthode simple est évidemment critiquable. J.W.L. Beament (1945) dans une étude approfondie des problèmes de perméabilité du tégument des Insectes a en effet montré que la transpiration dépend

de la perméabilité propre de la cuticule, de la température de sa surface, et du gradient d'humidité existant entre cette surface et l'air ambiant. Si l'évaporation est rapide, ce gradient peut être important, et la température de la cuticule est nettement inférieure à celle de l'air. En conclusion, cet auteur propose un appareillage permettant de contrôler la température de la surface des Insectes testés et produisant un courant d'air qui réduit le gradient d'humidité au minimum.

J'ai pu mesurer, à l'aide d'une fine sonde thermoélectrique, la température rectale de quelques Fourmis de grande taille tuées à l'éther acétique et exposées 30 minutes à des températures élevées, en air presque sec (10 à 12 % d'humidité relative). Les résultats sont les suivants :

Espèces	Température ambiante	Température rectale	Différence
Camponotus thoracicus	45°	44°	– 1°
Camponotus thoracicus	47°	45,5°	– 1,5°
Camponotus thoracicus	50°	48,5°	– 1,5°
Cataglyphis bombycina	51,5°	49°	– 2,5°
Messor aegyptiacus	46,5°	45°	– 1,5°

Les températures rectales ne sont guère inférieures à celle de l'air. Etant donné le petit volume des Fourmis, leur température de surface ne doit donc pas en différer beaucoup. (Beament, en opérant sur de gros Insectes à transpiration intense tels que des Blattes a pu mesurer jusqu'à 9,6 degrés de différence entre la température de la cuticule et la température de l'air.)

Beament estime que le gradient d'humidité n'est négligeable que si la transpiration est inférieure à 0,1 milligramme par centimètre carré par heure. Nous verrons que cette valeur est largement dépassée chez les Fourmis.

Cependant la plupart des auteurs ayant opéré en air calme, mes résultats sont directement comparables aux leurs.

Perte d'eau maximum tolérable.

Des ouvrières vivantes sont exposées à des humidités et à des températures variées. Dès leur mort, qui survient plus ou moins vite, j'ai déterminé leur teneur en eau par rapport à leur poids frais. Les Fourmis sont ensuite déshydratées complètement (en air sec, à 120 degrés) et leur teneur en eau totale est déterminée, toujours par rapport au poids frais. Les résultats de ces mesures sont consignées dans le tableau suivant :

Espèces	Perte d'eau à à la mort %	Teneur en eau %
Messor aegyptiacus	31	64
Monomorium salomonis	32-35	68
Acantholepis frauenfeldi	30	73
Cataglyphis bicolor	30	71
Cataglyphis bombycina	36-38	74
Camponotus thoracicus	32-35	63
Moyennes	33,2	69

Quelle que soit l'espèce considérée, la température et l'humidité relative, la mort des Fourmis est causée par une perte d'eau comprise entre 30 et 38 % de leur poids initial, ce qui correspond à peu près à la perte de la moitié de leur eau.

Cette proportion paraît normale chez les Insectes (F. G. Hall, 1922, C. S. Johnson, 1942, D. Ludwig, 1945, E. Bursell dans le traité de Rockstein, 1964).

Il convient de remarquer que le pourcentage indiqué correspond à une teneur en eau brute : le jabot des ouvrières contient un volume de liquide qui peut être considérable, et qu'elles conservent longtemps, même si on les soumet au jeûne. Pour connaître la teneur en eau réelle des tissus des ouvrières, il faudrait aussi tenir compte des réserves graisseuses, souvent abondantes. (J'ai pu, par la méthode d'extraction de Kumagawa, obtenir 9 à 10 % de lipides chez les Myrmicidae et 13 à 19 % chez les Formicidae.)

Principaux facteurs qui influent sur les pertes d'eau par transpiration.

La fermeture des stigmates.

Dans les conditions normales de température (au-dessous de 35 degrés) les stigmates des Fourmis peu actives restent clos. Leur fermeture est étanche : les pertes d'eau sont égales chez les Fourmis dont les stigmates ont été obturés à la vaseline et chez des témoins.

Les résultats sont les mêmes, que les Insectes soient morts ou vivants.

Aux températures plus élevées, les stigmates s'ouvrent : il est possible d'observer les mouvements des valves du stigmate de l'épinotum chez quelques espèces à téguments translucides. La perte d'eau devient alors 1,4 à 2 fois plus élevée que celle d'ouvrières asphyxiées, ou dont les stigmates sont vaselinés.

La plupart des expériences relatives aux propriétés du tégument ont ainsi été faites sur des Fourmis asphyxiées à l'acétate d'éthyle; leur manipulation est aisée et, aux températures élevées, l'augmentation de la perte d'eau consécutive à l'ouverture des stigmates est évitée.

Le déficit de saturation et la durée d'exposition.

La perte d'eau par évaporation est théoriquement proportionnelle, aux températures modérées, au déficit de saturation de l'atmosphère et à la durée d'exposition.

J'ai suivi, à 30 degrés, pendant 60 à 100 heures, la déshydratation chez 6 espèces (*Cataglyphis bicolor, C. bombycina, Messor aegyptiacus, Acantholepis frauenfeldi, Monomorium salomonis* et *Camponotus thoracicus*).

La perte d'eau est effectivement proportionnelle au déficit de saturation, mais elle n'est pas constante dans le temps. Elle est plus forte dans les premières heures d'exposition, et diminue ensuite. Cette diminution est particulièrement nette lorsque la perte est rapide comme chez *Cataglyphis bicolor,* à tégument assez perméable, exposée en air sec (figure 6). Quand la perte est plus lente comme chez *Camponotus thoracicus,* la déshydratation est sensiblement proportionnelle au temps (figure 7). L'état d'hydratation de l'Insecte intervient très faiblement : la vitesse de perte de l'eau ne diminue que lorsque la déshydratation est presque totale. La mort de l'Insecte n'a aucune influence sur cette vitesse.

La taille et la surface des Fourmis.

A perméabilité égale du tégument, un petit Insecte perdra relativement plus d'eau qu'un gros, sa surface étant relativement plus grande par rapport à son volume.

Pour pouvoir comparer les différentes espèces de Fourmis entre elles et avec d'autres Insectes, il est nécessaire d'exprimer les pertes d'eau, non plus en pourcentage du poids initial, mais en milligrammes par centimètre carré du tégument.

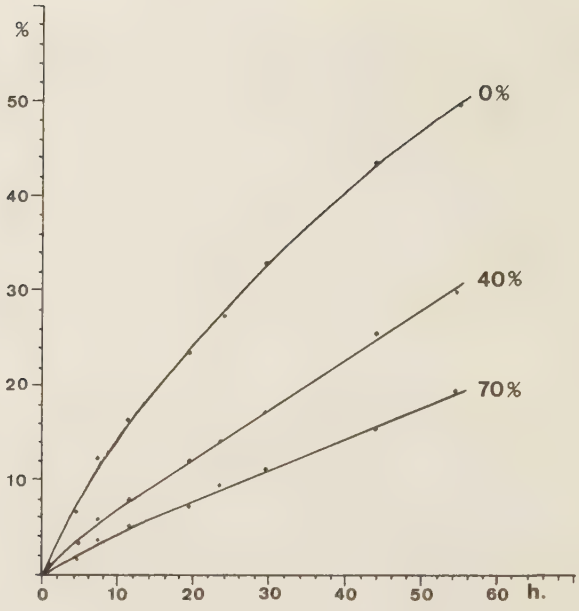


FIGURE 6. — *Pertes d'eau en fonction du temps, à 30 degrés, d'ouvrières de* Cataglyphis bicolor *exposées à diverses humidités relatives.*

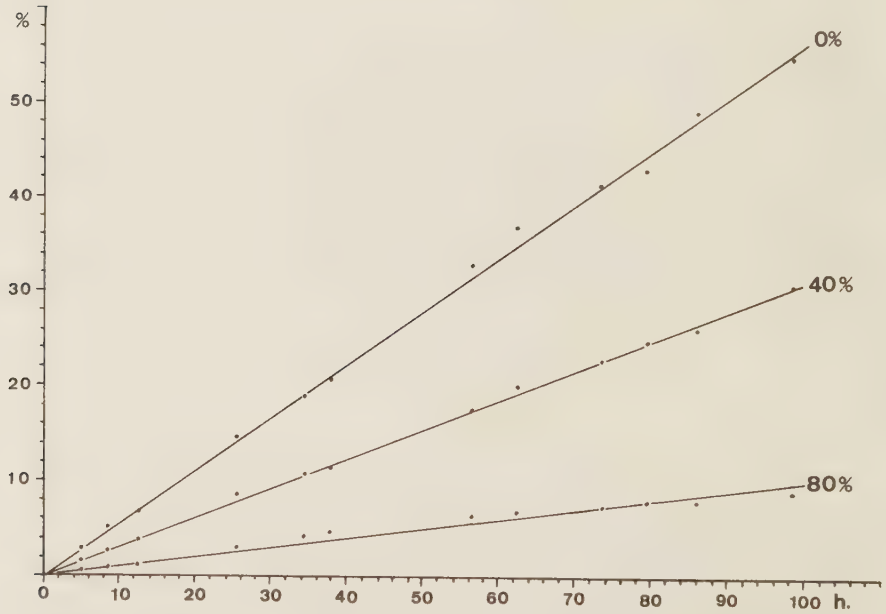


FIGURE 7. — *Pertes d'eau d'ouvrières de* Camponotus thoracicus.

Il est impossible de mesurer avec exactitude la surface d'un Insecte. On se contentera d'une approximation donnée par la formule :

$$S = K \cdot P^{\frac{2}{3}}$$

S est la surface en millimètres carrés, P le poids en milligrammes, K une constante qui varie suivant la forme de l'Insecte et doit être déterminée expérimentalement (Wigglesworth, 1945). Cette méthode néglige les sculptures et replis de la cuticule, mais, surtout en air calme, cette surface « brute » correspond mieux que la surface réelle à la surface d'évaporation.

J'ai déterminé K sur de grosses ouvrières de *Camponotus thoracicus* par 2 méthodes.

1) par mesure directe, en étalant sur du papier millimétré les différentes pièces de la cuticule. J'ai obtenu $K = 8$.

2) en décomposant une Fourmi en éléments géométriques dont il est possible de calculer la surface, j'ai obtenu $K = 7$.

J'ai adopté la valeur moyenne 7,5.

Il est bien évident que chez toutes les Fourmis, le rapport qui existe entre la surface et le poids n'est pas exactement le même; mais les différences de perméabilité entre les espèces sont telles que l'approximation est suffisante.

Chez les espèces à fort polymorphisme, la perte d'eau par unité de surface est plus faible chez les grandes ouvrières que chez les petites.

Par exemple, chez *Camponotus sylvaticus* des environs de Marseille, 6 groupes de petites ouvrières, d'un poids moyen de 14 milligrammes, sont exposés à 50 degrés en atmosphère sèche : leur perte d'eau est de 3,5 milligrammes par centimètre carré et par heure. 6 groupes d'ouvrières d'un poids moyen de 34 milligrammes sont exposés dans les mêmes conditions : leur perte d'eau n'est que de 2,9 milligrammes par centimètre carré et par heure. L'analyse statistique nous donne $t=3,1$ pour dix degrés de liberté : la différence est significative à 95 %. Les petites ouvrières sont plus grêles que les grandes : avec un seul coefficient K, leur surface est un peu sous-estimée. Il est possible qu'il y ait, en outre, une petite différence d'imperméabilité du tégument.

Aussi pour les espèces polymorphes, ai-je opéré sur des ouvrières de taille à peu près égale, pour obtenir des résultats cohérents. J'ai choisi les petites ou les moyennes ouvrières pour avoir la valeur maximum de la perméabilité.

L'acclimatation.

Pour savoir dans quelle mesure l'acclimatation et la saison influencent la perméabilité de la cuticule, j'ai fait une série de mesures sur *Camponotus thoracicus*, comparant des ouvrières fraîchement capturées à Béni Abbès à des ouvrières nées et élevées au laboratoire, à Marseille. Il s'agit chaque fois de 6 lots d'ouvrières de poids compris entre 22 et 30 milligrammes, exposés à 40 degrés pendant 3 heures en air sec.

Les résultats sont les suivants :

	moyenne des pertes d'eau
Fourmis de Béni Abbès (avril)	6,1 %
Fourmis d'élevage (août)	5,7 %
Fourmis d'élevage (février)	4,6 %

La comparaison statistique de ces résultats montre que la différence entre les pertes des Fourmis de Béni Abbès et celles des Fourmis élevées au laboratoire, en été, n'est pas significative ($t = 1$ pour 10 degrés de liberté). Les Fourmis au laboratoire ont été maintenues à des températures variant entre 25 et 30 degrés et en atmosphère pratiquement saturée d'humidité. Les Fourmis de Béni Abbès ont eu dans la nature à subir des variations considérables de température et d'humidité de l'air. Par contre, les pertes des Fourmis d'élevage sont, en février, significativement différentes, à 95 % ($t = 2{,}55$), de celles du mois d'août. En hiver les Fourmis sont conservées à 18-20 degrés, toujours en atmosphère saturée ; elles sont à peu près inactives, la ponte de la reine est arrêtée ainsi que le développement des larves.

Des expériences du même type m'ont donné des résultats comparables pour *Messor aegyptiacus*, *Cataglyphis bombycina* et *C. albicans*.

L'explication proposée par J. J. C. Nel (1965) pour *Iridomyrmex detectus* d'Australie, est sans doute à retenir : les Fourmis actives se frottent contre les parois des galeries et leurs proies, et la légère érosion de la cuticule qui en résulte est responsable de l'augmentation de la perméabilité. Chez les Fourmis inactives, la couche imperméable se reconstitue. Les Fourmis, comme tous les Insectes, ont une cuticule assez fragile. Des ouvrières maintenues par les pattes sont frottées contre un papier filtre saupoudré d'alumine (ou simplement secouées dans un tube contenant un peu de cet abrasif) : leur perméabilité devient alors 1,5 à 2,5 fois supérieure à celle des témoins.

Influence de la température sur la perméabilité du tégument.

Les recherches de Wigglesworth, Beament etc. ont établi l'existence d'une température critique au-dessus de laquelle la perméabilité du tégument des Insectes est fortement augmentée. Ces auteurs admettent que la température agit sur la perméabilité du tégument en modifiant la pellicule de cires qui est le principal obstacle au passage de l'eau.

Les Fourmis sahariennes étant soumises, au cours de leurs sorties, à des températures parfois très élevées, j'ai mesuré leurs pertes d'eau entre 25 degrés, température à laquelle toutes les espèces sont actives, et 60 degrés, température courante à la surface du sol, mais presque instantanément mortelle pour toutes les espèces.

Les ouvrières asphyxiées à l'acétate d'éthyle ont été disposées comme pour les précédentes mesures dans des tubes de verre placés dans des exsiccateurs, l'atmosphère étant complètement desséchée par de l'acide sulfurique concentré. Le temps d'exposition est choisi pour chaque espèce de telle façon que, à 60 degrés, la perte d'eau soit comprise entre 50 et 60 % (donc proche du dessèchement total) afin d'obtenir la perte la plus élevée possible aux températures où les Fourmis sont normalement actives : 1 heure à 3 heures suivant les espèces.

Il a ainsi été possible de construire la courbe des pertes d'eau en fonction de la température pour les espèces qui constituent l'essentiel du peuplement de la région, à l'exception de *Cataglyphis lucasi*. (Je n'ai pas réussi à me procurer un nombre suffisant d'ouvrières de cette espèce pour faire les nombreuses mesures qu'exige l'établissement, point par point, d'une telle courbe; les ouvrières sont de petite taille et les nids, peu fréquents, sont faiblement peuplés. Quelques expériences m'ont cependant montré que la perméabilité de sa cuticule est voisine de celle de *C. albicans*.)

J'ai également construit les courbes de perte d'eau pour quelques espèces de référence : 5 Fourmis des environs de Marseille et 2 Fourmis des jardins de Béni Abbès, *Cataglyphis bicolor et Monomorium subopacum*.

Toutes ces courbes (Courbe A des figures 8, 9, 10, 11, 12 et 13) ont la même allure générale. Elles sont assez nettement divisées en deux parties. Aux températures peu élevées, les pertes augmentent lentement en fonction de la température. Une inflexion correspond à la température critique des cires de la cuticule. Au-dessus de cette température, l'accroissement de la perte d'eau devient considérable.

En portant sur le graphique les valeurs du rapport perte d'eau sur déficit de saturation en fonction de la température, l'inflexion est encore plus nette, puisque la courbe se compose de deux segments de droite (courbe B des figures 8, 9, 10, 11, 12 et 13). Le premier, aux températures modérées, est sensiblement horizontal, ce qui confirme les résultats des premières mesures : la perte d'eau ne dépend alors que du déficit de saturation. Le deuxième segment est très oblique : au-delà de la température critique, le rapport augmente très rapidement en même temps que la température.

Afin de faciliter les comparaisons, les résultats ont été condensés dans le tableau 8.

Pour chaque espèce il donne :

1) le poids moyen des ouvrières testées en milligrammes (petites ou moyennes ouvrières pour les espèces polymorphes),

2) la surface en centimètres carrés de ces ouvrières, calculée à laide de la formule :

$$S = 7{,}5\ P^{\frac{2}{3}},$$

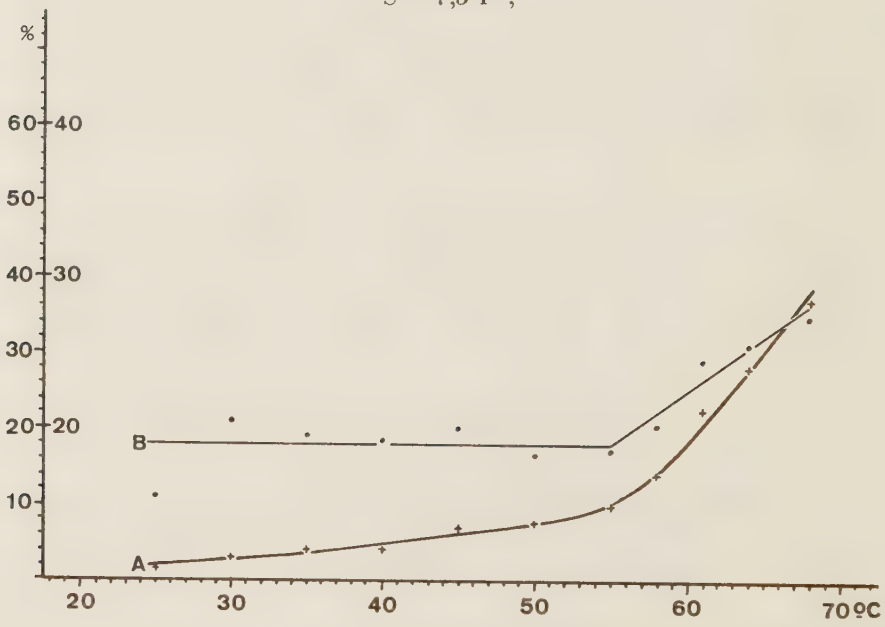


Figure 8. — *Transpiration en fonction de la température d'ouvrières de* Messor arenarius *exposées 1 heure en air sec.*

Courbe A : perte de poids, en pourcentage du poids initial. Ordonnées, échelle de gauche.

Courbe B : variation du rapport perte de poids sur déficit de saturation de l'air. Ordonnées, échelle de droite.

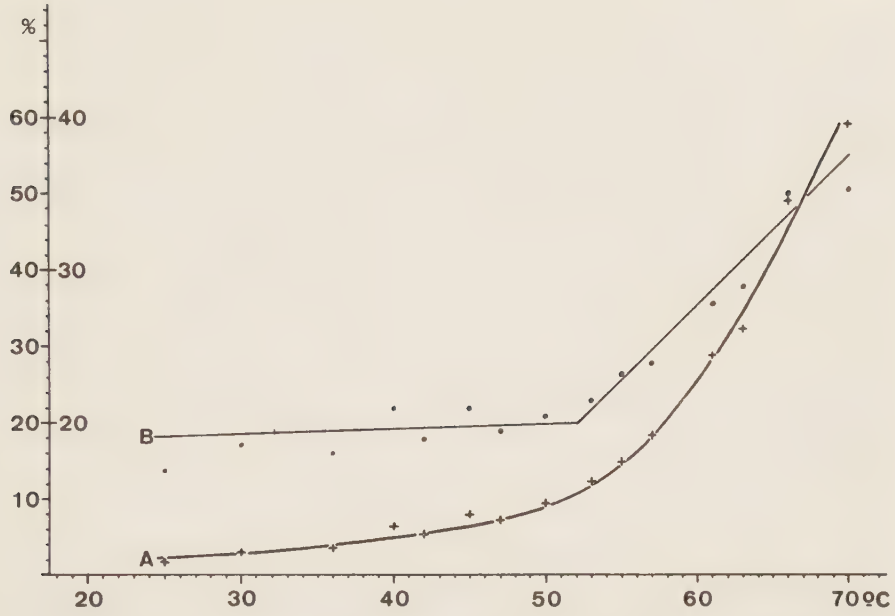


FIGURE 9. — *Transpiration d'ouvrières de* Monomorium salomonis *exposées 1 heure en air sec.*

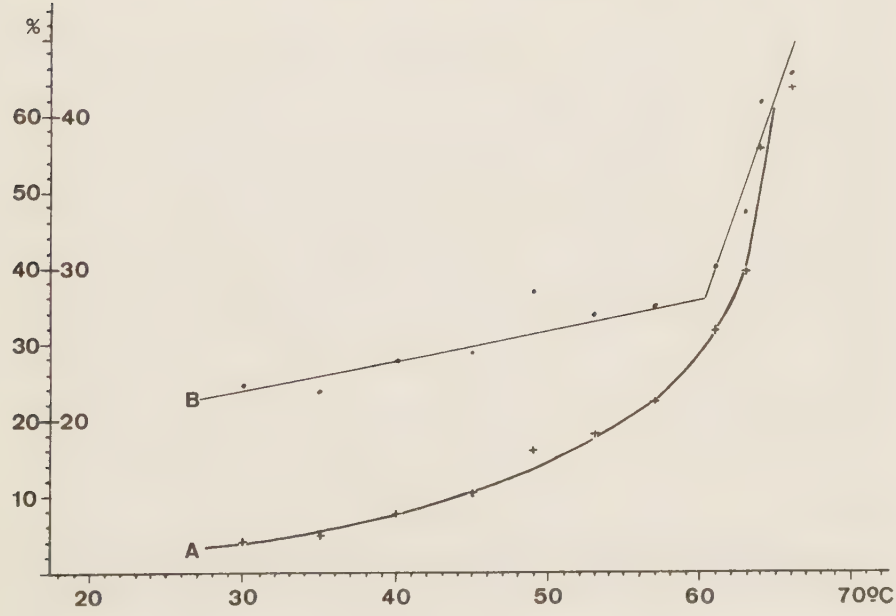


FIGURE 10. — *Transpiration d'ouvrières de* Acantholepis frauenfeldi *exposées 1 heure en air sec.*

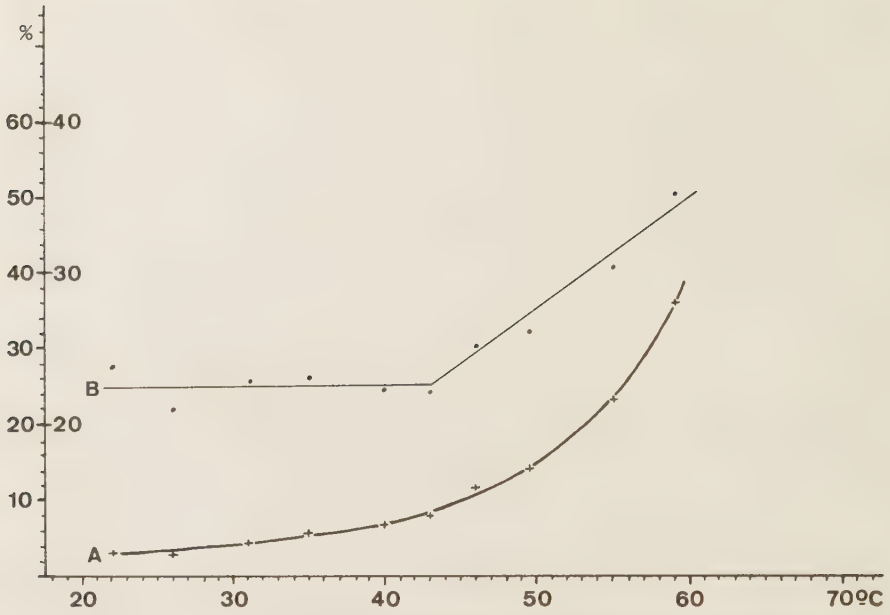


FIGURE 11. — *Transpiration d'ouvrières de* Crematogaster scutellaris *exposées 1 heure 30 en air sec*

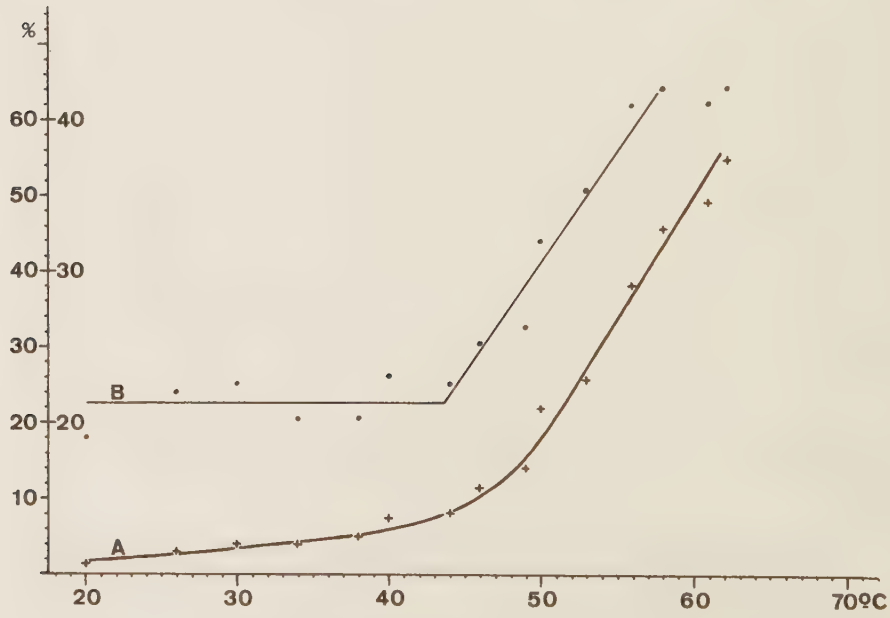


FIGURE 12. — *Transpiration d'ouvrières de* Camponotus thoracicus *exposées 3 heures en air sec.*

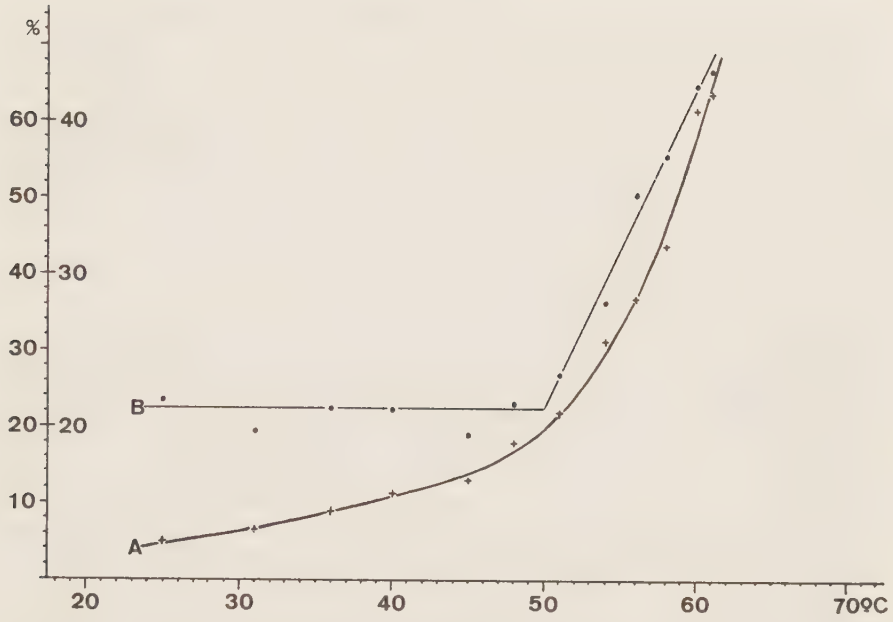


FIGURE 13. — *Transpiration d'ouvrières de* Cataglyphis albicans *exposées 1 heures 30 en air sec.*

3) la perte d'eau par heure, en pourcentage du poids initial à quatre températures : 30, 40, 50 et 60 degrés,

4) la perte d'eau en milligrammes par centimètre carré et par heure, permettant de comparer les espèces de taille très différente et les Fourmis à d'autres Insectes, aux mêmes températures,

5) la perte d'eau en milligrammes par centimètre carré, par heure et par millimètre de mercure de déficit de saturation, multipliée par 1 000; divers auteurs ont donné leurs résultats sous cette forme. Ces valeurs sont calculées pour la température de 40 degrés. Cette température est assez élevée pour que les pertes soient importantes, et la valeur relative des erreurs d'expérience n'est pas trop considérable. Cependant la température critique du tégument n'est pas atteinte.

Les espèces sont groupées par genre; les noms des cinq espèces provençales et les chiffres qui les concernent sont soulignés.

Les différences de perméabilité entre les espèces sahariennes et les espèces de référence sont très nettes.

A 40 degrés, les Fourmis de Béni Abbès perdent entre 0,73 et 1,56 milligramme d'eau par centimètre carré et par heure. Les espèces européennes, perdent entre 2,08 et 3,60 milligrammes par centimètre carré et par heure dans les mêmes conditions.

Deux espèces font exception :

Une espèce de Béni Abbès, *Cataglyphis bicolor*, dont la perte

TABLEAU 8. — *Pertes d'eau par transpiration chez les Fourmis.*

Espèces	1 Poids moyen	2 Surface	3 Perte d'eau en air sec % par heure				4 Perte d'eau en air sec mg/cm²/heure				5 Pertes à 40°C mg/cm²/heure/ mm de Hg ×10³
	mg	cm²	30°C	40°C	50°C	60°C	30°C	40°C	50°C	60°C	
Messor arenarius	12,0	0,393	3,0	4,1	7,5	18,0	0,92	1,26	2,31	5,32	23,0
Messor caviceps	4,2	0,195	2,3	5,0	10,0	19,0	0,48	1,05	2,10	4,00	19,1
Messor aegyptiacus	6,0	0,248	3,4	6,5	16,0	39,0	0,82	1,56	3,84	9,35	28,5
Messor barbarus	14,7	0,450	6,4	11,0	18,0	43,0	2,09	3,60	5,87	14,30	65,5
Monomorium salomonis	1,0	0,075	2,6	5,5	10,0	24,0	0,35	0,73	1,33	3,20	13,3
Monomorium subopacum	0,6	0,053	4,2	9,0	21,5	43,0	0,48	1,01	2,46	4,87	18,6
Monomorium chobauti	0,9	0,070	4,6	7,7	17,6	48,0	0,59	0,99	2,26	6,17	18,1
Pheidole pallidula	0,4	0,041	8,1	20,8	34,0	68,2	0,81	2,08	3,40	6,82	37,9
Acantholepis frauenfeldi	0,7	0,059	4,0	7,5	15,0	30,0	0,45	0,88	1,78	3,56	17,3
Crematogaster inermis	1,3	0,009	3,6	7,5	18,0	37,0	0,53	1,09	2,63	5,40	19,9
Crematogaster aegyptiacus	1,6	0,103	2,7	7,3	16,3	36,3	0,43	1,17	2,45	5,80	21,4
Crematogaster scutellaris	2,7	0,145	2,7	4,6	10,0	26,7	0,50	0,85	1,36	5,00	15,5
Camponotus thoracicus	26,0	0,650	1,3	2,5	6,3	16,0	0,51	0,98	2,48	6,30	18,0
Camponotus sylvaticus	24,0	0,623	3,0	6,4	12,7	26,7	1,16	2,48	4,92	10,15	45,0
Cataglyphis bombycina	12,0	0,393	2,0	4,7	10,3	26,7	0,62	1,44	3,18	8,21	26,3
Cataglyphis albicans	3,2	0,163	4,7	7,3	13,0	40,0	0,94	1,46	2,60	8,0	26,6
Cataglyphis emmae	3,2	0,163	4,7	7,3	13,0	40,0	0,94	1,46	2,60	8,0	26,6
Cataglyphis bicolor	25,0	0,642	3,3	5,6	12,7	27,3	1,29	2,19	4,96	10,66	40,0
Cataglyphis cursor	5,5	0,234	6,7	14,0	22,7	47,3	1,60	2,58	5,45	11,8	47,1

d'eau (2,19 milligrammes par centimètre carré et par heure) est du même ordre de grandeur que celle des espèces d'Europe. Cette Fourmi, largement répandue en Berbérie, est rare au Sahara en dehors de la vallée de la Saoura et des palmeraies, c'est-à-dire des biotopes les plus humides. Des ouvrières des environs d'Alger ont d'ailleurs sensiblement la même perméabilité cuticulaire que les ouvrières de Béni Abbès.

Crematogaster scutellaris, des environs de Marseille, a par contre une perméabilité très faible (0,85 milligramme par centimètre carré et par heure) comparable à celle des Fourmis sahariennes. Elle creuse son nid dans le bois mort, matériau qui est susceptible de se dessécher fortement; il lui arrive certainement d'être soumise à des conditions hygrométriques très dures.

Ces deux exceptions confirment la relation qui existe entre la sécheresse de l'habitat et la perméabilité de la cuticule. Encore n'ai-je étudié, parmi les espèces européennes, que celles qui vivent dans des biotopes arides; elles proviennent des massifs situés au sud de Marseille où la sécheresse météorologique est aggravée par la nature du sous-sol (calcaires fissurés), et la pauvreté de la végétation (maquis très bas, fréquemment ravagé par le feu).

La comparaison avec des espèces hygrophiles ferait apparaître des différences encore plus importantes. Etudiant des *Formica* nord américaines, M. Talbot (1934) a obtenu, pour des ouvrières maintenues à 30 degrés en atmosphère à 12 % d'humidité relative, des durées de survie allant de 2,8 à 14 heures suivant les espèces. A la même température, mais en air sec, *Cataglyphis bombycina* résiste 33 heures, *Camponotus thoracicus* 58 heures.

*
**

On remarque également que les espèces dont la cuticule est très imperméable sont pour la plupart de petite taille (*Monomorium, Acantholepis*). *Camponotus thoracicus* est la seule grande espèce à montrer une imperméabilité comparable. Mais les petites espèces sont défavorisées par leur rapport surface sur volume élevé. Et finalement la perte d'eau par rapport au poids total est du même ordre de grandeur que celle des grosses espèces. Ainsi, *Monomorium salomonis* (poids 1 milligramme) perd 0,732 milligrammes d'eau par centimètre carré et par heure à 40 degrés, ce qui correspond à une perte de 5,5 % de son poids initial par heure : sa durée de survie atteint 6 heures en air sec. *Messor arenarius* (poids 12 milligrammes) perd 1,26 milligramme par centimètre carré et par heure dans les mêmes conditions : sa perte de poids est de 4,1 % par heure et sa durée de survie dépasse 7 heures.

*
**

Il est intéressant de comparer ces résultats avec ceux que divers auteurs ont obtenu sur d'autres Insectes. J'ai d'abord réuni sur un même graphique les courbes des pertes d'eau en fonction de la température de *Rhodnius* (nymphe), de *Tenebrio* (larve) et de deux espèces de Fourmis : *Monomorium salomonis* à pertes faibles et *Messor aegyptiacus* à pertes élevées (figure 14).

Les courbes 1 (*Tenebrio*) et 3 (*Rhodnius*) ont été établies en 1945 par Wigglesworth (Insectes exposés en atmosphère déshydratée par l'anhydride phosphorique). J'ai obtenu la courbe 2 (*Tenebrio*) ainsi que celles concernant les Fourmis (4 et 5) à partir de mesures faites en atmosphère desséchée par l'acide sulfurique concentré (*).

(*) J'ai constaté que l'humidité relative retombait à 0 % après ouverture de l'exsiccateur, beaucoup plus lentement avec P_2O_5 qu'avec SO_4H_2. J'ai comparé les deux méthodes : tous les points de la courbe 2 sont au-dessus de ceux de la courbe 1, mais l'inflexion vers 54 degrès (température critique) se retrouve dans les deux courbes dont l'allure générale est la même.

Le tableau suivant rassemble quelques résultats exprimés en milligrammes par centimètre carré par heure :

Espèces \ Températures	30°	40°	50°	60°
Tenebrio larve	0,5	0,5	1,2	6,2
adulte		0,7	1,8	11,3
Rhodnius nymphe		0,1	0,4	2,2
(d'après Wigglesworth, 1945)				
Monomorium salomonis	0,35	0,73	1,33	3,2
Cataglyphis bombycina	0,61	1,44	3,18	8,21
Messor caviceps	0,48	1,56	3,84	9,35

L'examen des courbes et des chiffres du tableau montre que si les téguments des Fourmis sont relativement perméables, ils sont peu sensibles à l'élévation de la température. L'inflexion de leurs courbes de perte d'eau en fonction de la température est nettement moins accusée que celle des courbes de *Tenebrio* et de *Rhodnius*. Tandis qu'entre 40 et 60 degrés la perte d'eau est plus que décuplée chez ces deux espèces, elle est à peine multipliée par 6 chez les Fourmis.

E. Bursell (traité de Rockstein, 1965) a rassemblé des données relatives à divers Insectes et a exprimé la perméabilité de leur cuticule en milligrammes par centimètre carré par heure et par millimètre de mercure de déficit de saturation (multipliés par 1000).

Voici quelques-uns de ces résultats :

Stade	Genre	Perte d'eau $mg/cm^2/h/mmHg \times 10^3$	Auteurs
Larve	*Tenebrio*	10	Mead Briggs 1956
	Nematus	20	Wigglesworth 1945
Imago	*Rhodnius*	12	Holdgate and Seal 1956
	Calliphora	39	Mead Briggs 1956
	Periplaneta	55	" " 1956
	Bibio	76	Wigglesworth 1945

Les Fourmis sahariennes, avec des pertes comprises entre 13 et 28,5 milligrammes par centimètre carré par heure et par millimètre de mercure $\times 10^3$ sont à placer avec les *Rhodnius* et les *Tenebrio* parmi les Insectes très imperméables.

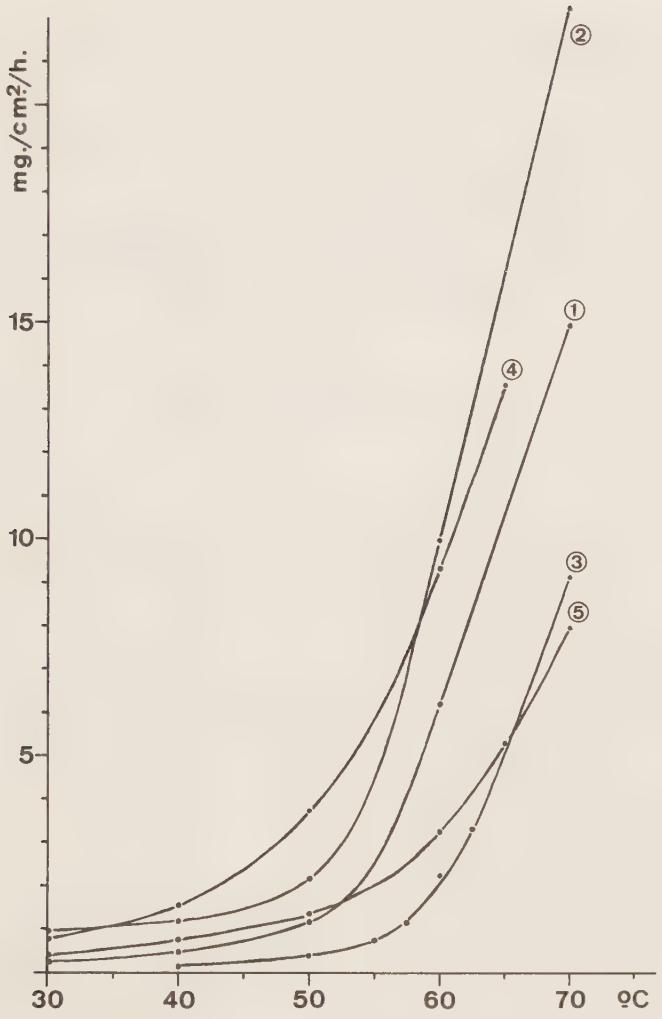


FIGURE 14. — *Pertes d'eau par transpiration, en air sec, en fonction de la température, chez quelques Insectes.*
1 — Tenebrio (*larve*). WIGGLESWORTH.
2 — Tenebrio (*larve*).
3 — Rodnius (*nymphe*). WIGGLESWORTH.
4 — Messor aegyptiacus.
5 — Monomorium salomonis.

Les Fourmis européennes, avec des pertes variant entre 40 et 65 milligrammes par centimètre carré par heure par millimètre de mercure $\times 10^3$ sont comparables aux Blattes, qui possèdent une imperméabilité très moyenne.

La température critique du tégument.

La construction des courbes représentant les variations du rapport perte d'eau sur déficit de saturation, en fonction de la température, a permis de connaître (à quelques degrés près) la température critique du tégument :

Espèces	Température critique (degrés C)
Messor arenarius	55
Messor caviceps	54
Messor aegyptiacus	46
Crematogaster inermis	45
Crematogaster aegyptiacus	45
Monomorium salomonis	52
Monomorium subopacum	44
Monomorium chobauti	45
Acantholepis frauenfeldi	60
Camponotus thoracicus	44
Cataglyphis emmae	50
Cataglyphis albicans	50
Cataglyphis bicolor	43
Cataglyphis bombycina	48
Messor barbarus	50
Pheidole pallidula	43
Crematogaster scutellaris	42
Camponotus sylvaticus	46
Cataglyphis cursor	48

Ces températures critiques ne montrent pas un rapport très net avec l'habitat. Les Fourmis européennes ont des températures du même ordre de grandeur que celles des Fourmis sahariennes. Mais parmi ces dernières, on remarque quelques espèces à température critique basse : *Messor aegyptiacus* et *Monomorium chobauti*,

Fourmis moissonneuses dont le comportement vis-à-vis de la température est très strict : elles ne s'exposent jamais à des températures dépassant 42 degrés. *Cataglyphis bicolor* et *Monomorium subopacum* ne sont pas de vraies sahariennes. *Camponotus thoracicus* est strictement nocturne.

Ces températures critiques sont voisines des températures léthales supérieures, et pour quelques espèces, leur sont même un peu inférieures. Par contre, pour la plupart des autres Insectes étudiés, la température critique est très largement supérieure à la température léthale.

Action de la température sur les stigmates : régulation thermique.

J'ai pu constater, en étudiant les modalités de la perte d'eau, que les stigmates des Fourmis, normalement clos chez des Insectes dont l'activité est modérée, s'ouvraient à une température suffisante, provoquant une augmentation sensible de la perte d'eau par évaporation (*).

En comparant, pour diverses températures, les pertes d'eau chez des Fourmis tuées et des Fourmis vivantes, j'ai pu déterminer la température à laquelle se fait l'ouverture des stigmates. Dans le tableau ci-après ne figurent que les espèces pour lesquelles j'ai fait un nombre de mesures suffisant pour en vérifier la valeur statistique.

Espèces	Ouverture des stigmates			
	30°	35°	40°	45°
Messor aegyptiacus		+	+	+
Monomorium salomonis				+
Monomorium subopacum				+
Acantholepis frauenfeldi			+	+
Camponotus thoracicus		+	+	+
Cataglyphis bicolor				+
Cataglyphis albicans			+	+
Cataglyphis bombycina				+
Crematogaster scutellaris			+	+
Cataglyphis cursor				+

(*) Par contre leur insensibilité à l'augmentation de la teneur en CO_2 de l'atmosphère est considérable. Alors qu'une teneur de 5 % de ce gaz dans l'air provoque leur ouverture permanente chez de nombreux Insectes, les Fourmis résistent à des teneurs de 10 à 15 %.

Les températures d'ouverture des stigmates sont en rapport avec la biologie des espèces : *Messor aegyptiacus* et *Camponotus thoracicus* ne s'exposent jamais aux températures élevées; la sensibilité de leur appareil de fermeture des stigmates n'est donc pas gênante.

L'ouverture des stigmates, en provoquant une augmentation de l'évaporation, permet une certaine régulation thermique. Comme la plupart des Insectes, les Fourmis (surtout les grosses espèces) résistent plus longtemps en air sec qu'en air saturé d'humidité à des températures élevées.

Il est possible, en utilisant un thermocouple à soudure très fine, de mesurer la température rectale de grosses ouvrières de *Camponotus thoracicus* sans leur causer de blessures mortelles. (Je n'ai pas réussi l'opération sur d'autres espèces, à cause du trop petit volume de leur gastre). J'ai comparé l'accroissement de leur température interne avec celle de témoins tués, ou à stigmates bouchés à la vaseline.

La figure 15 représente les résultats de quelques mesures effectuées dans une étuve à 44,5 degrés (température bien supportée par *Camponotus thoracicus*).

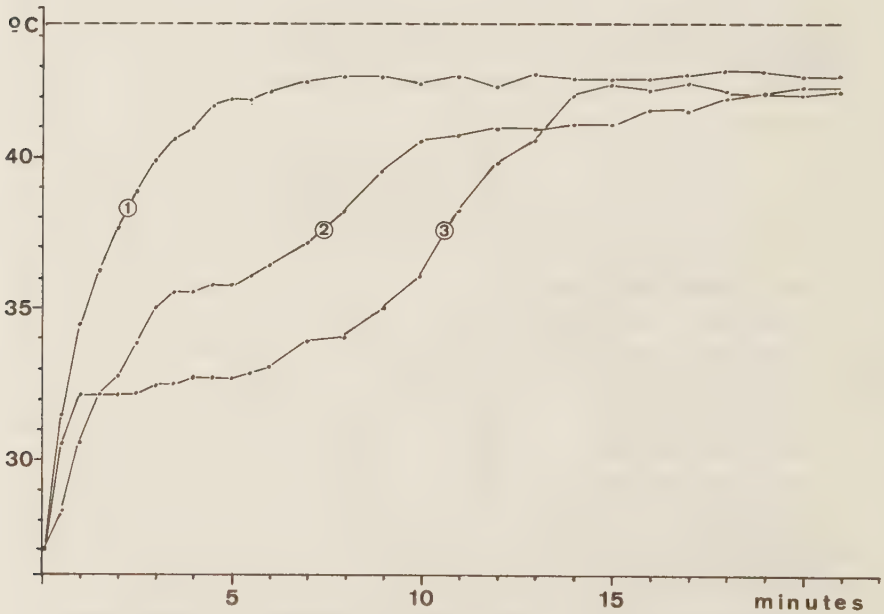


FIGURE 15. — *Augmentation de la température rectale d'ouvrières de* Camponotus thoracicus *placées dans une étuve à 44,5 degrés.*
1 — ouvrière morte.
2 et 3 — ouvrières vivantes à stigmates libres.

La courbe 1 donne, en fonction du temps, la température interne d'une ouvrière tuée. Les résultats sont sensiblement identiques pour une ouvrière vivante, dont les stigmates sont vaselinés. Au bout d'un temps légèrement variable avec la taille de la Fourmi mais n'excédant pas 8 minutes, une température d'équilibre, de 2 degrés inférieure à celle de l'ambiance est atteinte. Cette température se maintiendra jusqu'au dessèchement de la Fourmi. Les courbes 2 et 3 représentent l'accroissement de la température rectale de deux ouvrières vivantes à stigmates libres. La température interne de l'ouvrière 3, particulièrement volumineuse (135 milligrammes) n'atteint que 36 degrés après 10 minutes; il lui faut 15 minutes pour atteindre sa température d'équilibre.

L'allure des courbes permet de penser qu'il y a évaporation rapide d'une certaine quantité d'eau, vraisemblablement au niveau des trachéoles, dès que les stigmates s'ouvrent. Cette eau n'étant pas renouvelée assez vite, la température ne tarde pas à s'élever comme chez les ouvrières à stigmates bouchés.

Dans tous les cas, la température d'équilibre se maintient tant que la Fourmi est capable de transpirer. Elle est un peu plus basse chez les Fourmis à stigmates ouverts : l'évaporation au niveau des grosses trachées s'ajoute à celle qui se produit sur toute la surface du tégument.

Cette régulation thermique n'a pas pu être mise en évidence chez d'autres espèces. Même si elle existe, elle doit être moins durable encore et son rôle biologique est bien faible.

De toute façon, il n'est pas possible à un Insecte de maintenir sa température, au Sahara, en transpirant. La quantité de chaleur reçue par radiation est considérable et il faudrait beaucoup plus d'eau que l'Insecte ne peut en perdre pour éviter l'élévation de température. Un calcul simple le démontre. La radiation solaire moyenne est de 1,5 calorie par minute et par centimètre carré. En admettant qu'une Fourmi de 25 milligrammes (surface du corps 0,65 centimètre carré) la reçoive normalement sur un tiers de sa surface, elle recevra :

$$1{,}5 \times \frac{0{,}65}{3} = 0{,}32 \quad \text{calorie par minute.}$$

Il faut 600 calories pour vaporiser 1 gramme d'eau. Pour neutraliser l'élévation de température qui résulte de l'apport de chaleur par radiation, la Fourmi devrait évaporer 0,53 milligramme d'eau par minute. Elle peut perdre au maximum 30 % de son poids d'eau : ces 8 milligrammes d'eau lui permettraient de maintenir sa température pendant 15 minutes.

Mais, un Insecte, dès que sa température dépasse celle de l'air ambiant, rayonne, grâce à sa surface importante, une grande quantité de chaleur. Dans un air pas trop surchauffé, les calories reçues directement du soleil constituent rarement un danger.

C — *Conclusions*

Les gains d'eau sont difficiles à évaluer. Ils varient suivant la saison : la nourriture aqueuse, abondante au printemps, est rare en été et en automne. Ils dépendent de l'activité de la société qui est en rapport avec les facteurs physiques, tels que la température, et des facteurs biologiques, comme l'état du couvain.

Les pertes par excrétion et secrétion sont minimes, mais la transpiration peut être très importante : elle se produit dès que l'atmosphère n'est pas saturée d'humidité.

Les Fourmis, comme la plupart des Insectes, peuvent perdre sans en souffrir sérieusement la moitié environ de leur eau. A cause de leur petite taille, cette perte serait rapide si leurs téguments n'opposaient une forte résistance au passage de l'eau. Les Fourmis des biotopes secs du Sahara ont une imperméabilité remarquable, comparable à celle de *Rhodnius* et de *Tenebrio*. Les Fourmis des biotopes non désertiques, vallée de la Saoura, Berbérie ou Provence, n'ont qu'une imperméabilité très moyenne, comparable à celle des Blattes.

Les températures élevées, non seulement augmentent le pouvoir évaporateur de l'air, mais modifient la structure et les propriétés des cires qui imperméabilisent le tégument des Insectes. Celui des Fourmis possède, comme celui de la majorité des espèces terrestres, une température critique au-delà de laquelle sa perméabilité augmente considérablement. Cette température est assez basse comparée aux températures du sol en saison chaude; elle est généralement voisine de la température léthale supérieure et son importance biologique est faible. Les Fourmis périssent par la chaleur avant d'avoir subi une grave déshydratation.

Les températures élevées ont également pour conséquence le blocage des stigmates en position d'ouverture, ce qui provoque une augmentation de la perte d'eau. Les températures auxquelles se produit cette ouverture ne sont pas léthales, mais elles sont généralement évitées par les Insectes. Chez les plus grosses ouvrières, l'ouverture des stigmates permet, grâce à une évaporation intense, un abaissement de la température interne durant quelques minutes.

*
**

Les ressources en eau sont rares au Sahara, particulièrement pendant la saison chaude. Mais les Fourmis qui y vivent n'ont, par rapport à leurs congénères des régions tempérés, aucune possibilité originale d'approvisionnement (elles sont en particulier incapables d'absorber l'humidité de l'atmosphère des chambres profondes du nid) ; elles ne disposent que de l'eau d'imbibition et de l'eau métabolique qu'elles tirent de leurs aliments, peu abondants pendant la plus grande partie de l'année.

C'est grâce à une économie très poussée de cette eau qu'elles subsistent. Les ouvrières de la plupart des espèces évitent de s'aventurer hors du nid lorsque la température et la sécheresse sont excessives. Mais c'est essentiellement la remarquable imperméabilité de leurs téguments qui permet aux Fourmis des déserts d'économiser leur eau, en leur évitant de transpirer trop abondamment. Cette imperméabilité, qui est un caractère spécifique, paraît nettement liée à l'aridité du biotope habituel, et n'est pas modifiée par les conditions d'élevage.

Une certaine imperméabilité du tégument existe normalement chez les Insectes terrestres, et chez les Fourmis en particulier : les espèces sahariennes réagissent à la grande sécheresse du milieu par l'exagération de ce caractère. Comme les Vertébrés des régions arides, chez lesquels l'économie de l'eau, souvent poussée à l'extrême, n'utilise pourtant aucun dispositif morphologique ou physiologique vraiment original, les Fourmis développent considérablement des possibilités de résistance qui restent médiocres chez les espèces des régions humides.

Chapitre V

LE COMPORTEMENT EN RAPPORT AVEC LES CONDITIONS DU MILIEU

Dans une première partie, les réactions des Fourmis vis-à-vis de la température seront étudiées. Ce facteur est d'une grande importance pour tous les Insectes : il règle l'intensité de leur métabolisme. De plus, au Sahara, si les températures minimales sont rarement léthales, pendant l'été les températures au niveau du sol sont très supérieures à celles que peuvent supporter les Animaux.

Ensuite les résultats d'observations portant sur 3 activités vitales pour les Fourmis seront exposés :

— la construction des nids : de leur structure dépendent les conditions qui y règnent;

— l'alimentation : la nourriture est souvent rare et les Fourmis doivent quitter le nid pour la rechercher, s'exposant ainsi au climat désertique;

— la reproduction des sociétés : elle comporte une période pendant laquelle la femelle est particulièrement menacée. La rapidité de la fondation est souvent un facteur important de sa réussite.

Je m'attacherai à mettre en évidence les comportements particuliers aux espèces sahariennes, et qui peuvent être considérés comme des adaptations aux conditions désertiques.

A — *Comportement vis-à-vis de la température*

L'action de la température sur les Insectes, étudiée depuis longtemps, a fait l'objet de plusieurs mises au point (K. Herter, 1953; H. Precht, S. Christophersen et M. Hensel, 1955). Entre certaines limites, à une élévation de la température de l'Insecte correspond une augmentation de son métabolisme et de son activité. Ces limites seront déterminées, ainsi que le préférendum thermique et la température léthale supérieure, pour chaque espèce de Fourmi.

Influence de la température sur l'activité.

La vitesse de déplacement.

R. Stumper (1921-1922) en se basant sur la locomotion, la respiration, la production de venin, et la combativité des *Formica* a pu déterminer des coefficients d'augmentation d'activité pour une élévation de température de 10 degrés (Q 10). Seul, le coefficient de locomotion est mesurable sur le terrain, à condition de choisir des Fourmis qui se déplacent en ligne droite et sans arrêts fréquents : *Cataglyphis bombycina*, *Messor aegyptiacus* (*) et *Monomorium salomonis* sont les seules espèces pour lesquelles il m'a été possible d'obtenir des résultats utilisables. Ceux-ci sont exposés dans la figure 16.

Chaque valeur de la vitesse est déterminée à partir de 5 mesures du temps mis par une ouvrière pour parcourir une distance donnée. Il s'agit toujours de Fourmis rentrant au nid sans charge, et circulant sur un sol horizontal et uni. J'ai opéré à différentes heures de la journée, toujours au soleil. Dans l'impossibilité de mesurer directement la température des Fourmis, j'ai du utiliser comme référence celle de la surface du sol sur lequel elles se déplacent.

L'accroissement de la vitesse est directement proportionnel à celui de la température. Le coefficient thermique est variable : il est plus faible si l'intervalle de 10 degrés est pris dans les hautes températures que si ce dernier est pris dans les basses températures.

D'autre part, pour l'intervalle 20 degrés - 30 degrés, par exemple, la plus grande espèce a le Q 10 le plus faible :

Espèces	Hauteur de la Fourmi au-dessus du sol (tibia + tarse 1)	Q 10 entre 20 et 30°
Cataglyphis bombycina	5,0 mm	1,5
Messor aegyptiacus	3,0 mm	1,9
Monomorium salomonis	1,1 mm	2,9

Ces coefficients ne sont réellement comparables qu'entre espèces de même taille. Il existe dans l'air un gradient thermique décroissant à partir de la surface du sol échauffé par le rayonnement solaire.

(*) J. Castet (1950) a étudié au Hoggar les déplacements de cette Fourmi en fonction de la température et des conditions atmosphériques.

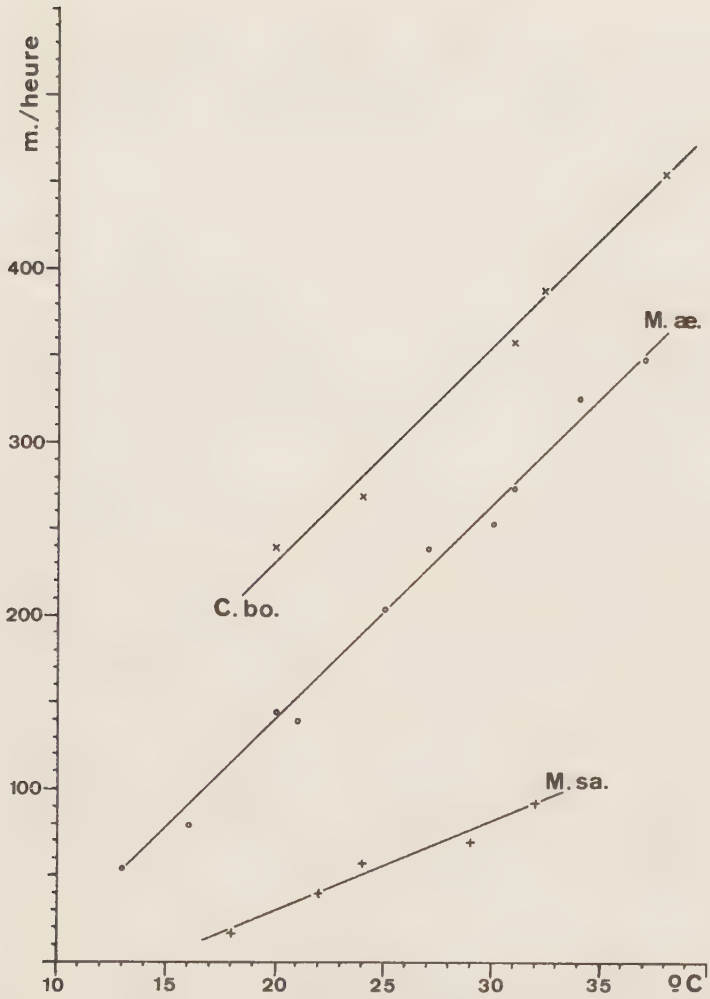


FIGURE 16. — *Vitesse de déplacement de quelques Fourmis en fonction de la température de la surface du sol.*
C. bo = *Cataglyphis bombycina.* M.ae = *Messor aegyptiacus.*
M.sa = *Monomorium salomonis.*

La température de *Monomorium*, à 1,1 millimètre de hauteur, sera voisine de celle de la surface du sol. Celle de *Cataglyphis*, à 5 millimètres, lui sera nettement inférieure et l'évaluation de son Q 10 s'en trouve faussée. Il aurait fallu opérer par temps couvert pour éliminer le plus possible cette cause d'erreur. Mais les journées où le ciel est nuageux sont exceptionnelles, et *Cataglyphis bombycina* n'a une activité normale qu'au soleil.

Il est par contre possible de déterminer sans erreurs excessives les températures auxquelles les Fourmis ont une activité normale, ainsi que leur température léthale supérieure. L'intérêt de la comparaison de ces chiffres avec ceux obtenus lors de l'étude des microclimats est évident.

La zone thermique d'activité.

L'enregistrement continu de l'activité locomotrice pendant que la température s'élève est un procédé théoriquement satisfaisant. Avec un actographe optique inspiré du modèle de R. Chauvin (1943), j'ai pu obtenir l'enregistrement des déplacements des Fourmis. L'appareil est assez sensible pour enregistrer l'activité d'une seule ouvrière pesant 1 milligramme.

Malheureusement, un tel dispositif est très délicat à utiliser et les résultats sont difficiles à interpréter. Plusieurs espèces réagissent mal : les *Crematogaster* s'aggrippent à la paroi au moindre mouvement de la cellule; les *Messor*, les *Monomorium*, après quelques aller-et-retour, essaient de perforer la cellule et cessent de se déplacer suffisamment pour que l'appareil puisse fonctionner. *Camponotus thoracicus* et les espèces du genre *Cataglyphis* réagissent de façon satisfaisante : elles se déplacent sans arrêt, d'autant plus vite que la température est plus élevée.

Sur un actogramme de *Cataglyphis bombycina* (figure 17) obtenu en 6 heures, tandis que la température s'élevait de 10 à 55 degrés (en atmosphère saturée d'humidité), on repère nettement le début des déplacements à 24 degrés. La vitesse de déplacement croît jusqu'à 42 degrés, où survient une phase de repos, fréquente aux alen-

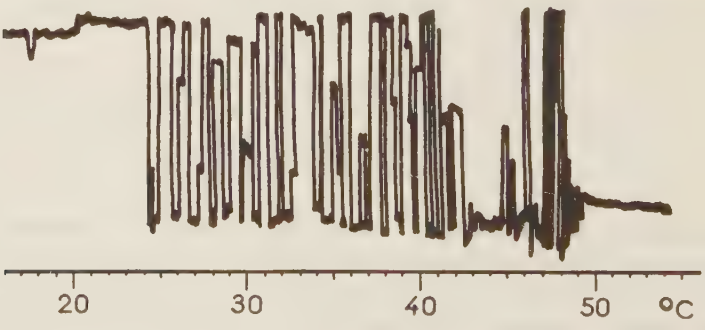


Figure 17. — *Actogramme d'une ouvrière de* Cataglyphis bombycina *soumise à une élévation lente de la température. Enregistrement réalisé avec un dispositif optique. Atmosphère saturée de vapeur d'eau. Durée de l'expérience : 5 heures 15.*

tours de l'optimum thermique. Enfin une phase d'hyperactivité se termine par la paralysie et la mort de l'Insecte.

Un des buts principaux de cette étude étant la comparaison des espèces sahariennes entre elles et avec des espèces des bords de la Méditerranée, il convenait d'utiliser une méthode qui permette de toutes les tester dans des conditions identiques. J'ai donc utilisé la méthode décrite par R. N. Chapmann en 1926, qui consiste à observer le comportement des Insectes soumis à des températures croissantes.

Les Fourmis sont placées par groupes de 10 dans des bocaux de 0,5 litre, garnis de sable sur 3 centimètres d'épaisseur, et qui ont été réfrigérés à 5 degrés. Ces bocaux, placés dans une étuve, sont réchauffés lentement (15 degrés par heure environ) et aussi régulièrement que possible. Dans ces conditions, l'air, le sable et les parois de verre sont sensiblement à la même température, que l'on peut considérer comme étant également celle des Insectes testés.

Des essais en atmosphère sèche ou saturée n'ayant pas donné de différences nettes, pour plus de simplicité, l'humidité atmosphérique n'a pas été contrôlée.

6 températures repères ont été utilisées :

A) Premiers mouvements.
B) La moitié des Fourmis sont sur leurs pattes.
C) La moitié des Fourmis se déplacent normalement.
D) Début d'hyperactivité.
E) La moitié des Fourmis sont incapables de se déplacer.
F) Torpeur de la moitié des Fourmis.

Chaque résultat est la moyenne de mesures faites sur plusieurs groupes de Fourmis provenant d'au moins 2 nids différents. Les Insectes sont mis en expérience le plus tôt possible après leur capture.

Différents facteurs, dont l'âge et l'état d'hydratation, interviennent dans les réactions des Insectes à la température. Il est évidemment impossible de trier les Fourmis prises dans la nature par classe d'âge. J'ai éliminé les ouvrières très jeunes, imparfaitement colorées, des sociétés prises dans le nid ; quand les Fourmis sont capturées à la sortie du nid, il y a un tri naturel, les ouvrières les plus jeunes ne sortant guère.

L'acclimatation joue un rôle important : au début du printemps, la température léthale supérieure et surtout la température de début d'activité sont nettement plus basses qu'en été pour une espèce donnée. Pour que les mesures soient comparables entre elles, toutes les expériences sur les Fourmis sahariennes ont été faites entre le 15 avril et le 15 mai ou en octobre. Les espèces méditerranéennes ont été étudiées entre le 15 juillet et la fin d'août (les moyennes thermiques d'avril et d'octobre à Béni Abbès sont presque égales à celles de juillet et d'août à Marseille).

Les résultats sont présentés sous forme graphique, les espèces d'un même genre ou de biologie comparable étant groupées (figures 18 à 20).

Le segment C D représente l'intervalle de température dans lequel l'activité est normale. Entre les températures D et E, les Fourmis montrent une hyperactivité qui ne semble pas avoir de conséquences fâcheuses si elle n'est pas trop prolongée. Entre E et F, les Fourmis ont des mouvements tellement incoordonnés qu'elles sont incapables de se déplacer. Refroidies, elles meurent généralement au bout de peu de temps.

Genre *Cataglyphis* (figure 18). Les 4 espèces vraiment sahariennes (*C. emmae, C. albicans, C. bombycina, C. lucasi*) ont des réactions à peu près identiques vis-à-vis de la température : seuil d'activité élevé et possibilité de supporter sans dommage des températures atteignant 50 degrés. *C. bicolor,* dont les nombreuses races peuplent la Berbérie et les biotopes humides du Sahara supporte un peu moins bien les températures élevées. Les réactions d'ouvrières de Béni Abbès ne montrent pas de différence nette avec celles d'ouvrières capturées près d'Alger. Il est remarquable que l'espèce provençale *C. cursor* ait des exigences thermiques très peu différentes de celles de ses congénères sahariens; elle n'est d'ailleurs active en France que pendant les mois les plus chauds et affectionne les pentes arides bien exposées au soleil. Les espèces de ce genre sont particulièrement thermophiles : elles ne peuvent qu'être favorisées par la brièveté de la saison froide au Sahara.

Genre *Camponotus* (figure 19). La zone d'activité de l'espèce saharienne est nettement décalée vers les hautes températures par rapport à celle de *C. sylvaticus. C. thoracicus* n'est cependant pas particulièrement résistante aux températures élevées et son activité est strictement nocturne; l'espèce provençale s'abrite seulement pendant les heures les plus chaudes du jour.

Les Fourmis moissonneuses : genre *Messor* et *Monomorium chobauti* (figure 20). Les 4 *Messor* ont la même zone thermique d'activité. Les espèces sahariennes ne sont pas plus résistantes que l'espèce méditerranéenne (*M. barbarus*) aux températures élevées : *M. aegyptiacus* semble même l'être un peu moins. Toutes ces Fourmis doivent s'abriter par forte chaleur. Les espèces sahariennes peuvent ainsi devenir nocturnes en été; l'espèce méditerranéenne se contente de « faire la sieste » (W. Pickles, 1946). Nous verrons que le retour au nid de ces Fourmis est réglé de façon très précise par la température. *Monomorium chobauti,* dont le comportement est semblable à celui des espèces précédentes, possède une bien meilleure résistance aux températures élevées.

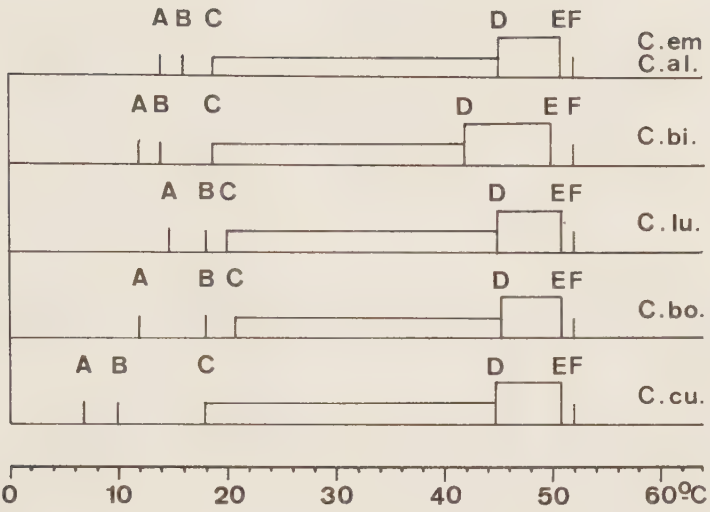


FIGURE 18. — *Réactions des Fourmis vis-à-vis de la température.*
(Explications dans le texte).
Genre *Cataglyphis*. C. em. = *C. emmae*. C. al. = *C. albicans*. C. bi. = *C. bicolor*. C. lu. = *C. lucasi*. C. bo. = *C. bombycina*. C. cu. = *C. cursor*.

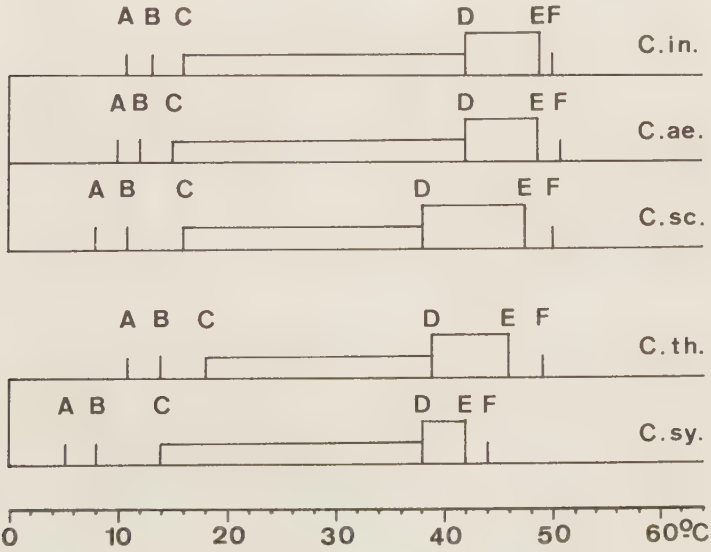


FIGURE 19. — *Réactions des Fourmis vis-à-vis de la température.*
Genre *Crematogaster*. C. in. = *C. inermis*. C. ae. = *C. aegyptiacus*. C. sc. = *C. scutellaris*.
Genre *Camponotus*. C. th. = *C. thoracicus*. C. sy. = *C. sylvaticus*.

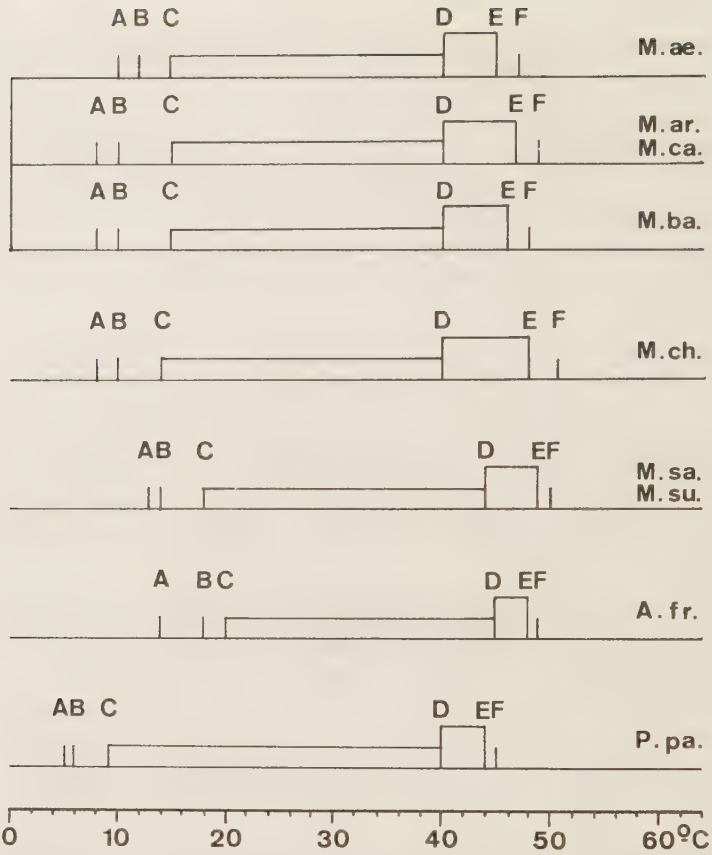


FIGURE 20. — *Réactions des Fourmis vis-à-vis de la température.*
Genre *Messor*. M. ae. = *M. aegyptiacus*. M. ar. = *M. arenarius*. M. ca. = *M. caviceps*. M. ba. = *M. barbarus*.
Genre *Monomorium*. M. ch. = *M. chobauti*. M. sa. = *M. salomonis*. M. su. = *M. subopacum*.
A. fr.= *Acantholepis frauenfeldi*.
P. pa. = *Pheidole pallidula*.

Monomorium salomonis et *M. subopacum*, ainsi qu'*Acantholepis frauenfeldi* (figure 20) vivent aussi bien sur le littoral algérien qu'au Sahara. Ces espèces ont des exigences thermiques assez élevées. *A. frauenfeldi* est comparable aux *Cataglyphis*, malgré une moindre résistance à la chaleur. Les deux espèces de *Monomorium* ont des réactions identiques, bien que seule *M. salomonis* peuple les biotopes arides. *Pheidole pallidula* de Provence, beaucoup moins thermophile, possède une médiocre résistance aux fortes températures; en contrepartie son seuil thermique d'activité est beaucoup plus bas que celui des espèces sahariennes.

Genre *Crematogaster* (figure 19). Les espèces sahariennes (*C. inermis* et *C. aegyptiacus*) ont une zone d'activité assez étendue et supportent des températures élevées. Leur congénère provençal *C. scutellaris*, beaucoup plus sensible aux fortes températures, a cependant un seuil thermique d'activité élevé.

Thermopréférendum.

Des groupes de 5 à 20 ouvrières sont placés dans un « orgue de température » (*) donnant une gamme de températures comprises entre 6 et 70 degrés. Cette méthode, malgré ses imperfections, donne des résultats qui confirment ceux des expériences précédentes.

Si les Formicidae réagissent rapidement et nettement dans cet appareil, toutes les espèces de Myrmicidae ne font malheureusement pas de même. Les *Messor* (sauf *M. arenarius*) et les *Crematogaster* se placent au hasard : elles évitent l'extrémité chaude de l'appareil mais peuvent se laisser engourdir dans sa partie froide. Elles ne se groupent jamais étroitement comme, par exemple, les *Cataglyphis*. C'est pourquoi les résultats de ces expériences, rassemblés dans le tableau 9, ne concernent qu'une partie des espèces étudiées.

Tableau 9. — *Thermopréférendum de quelques Fourmis.*

Espèces	Température °C
Cataglyphis albicans	39-40
Cataglyphis emmae	39-40
Cataglyphis bicolor	38-39
Cataglyphis lucasi	40
Cataglyphis bombycina	40-41
Cataglyphis cursor	38
Acantholepis frauenfeldi	36-38
Messor arenarius	30
Monomorium salomonis	25-29
Monomorium subopacum	25-28
Monomorium chobauti	30
Camponotus thoracicus	26-28
Camponotus sylvaticus	25-27

(*) Dispositif de P.F. Van Heerdt (1950).

Les *Cataglyphis* et *Acantholepis frauenfeldi* se font remarquer par le choix de hautes températures. Ces Fourmis sont très héliophiles et les radiations calorifiques semblent leur être aussi nécessaires qu'une ambiance chaude. Avec un dispositif à voûte rayonnante (R. Chauvin, 1956), les résultats seraient sans doute quelque peu différents.

Les autres espèces sahariennes recherchent des températures voisines des températures moyennes qui règnent, à Béni Abbès, pendant les mois où ont été faites les expériences. De même que pour les seuils thermiques d'activité et les températures léthales, il existe une adaptation saisonnière des thermopréférendums : ces derniers varient cependant beaucoup moins au cours de l'année que les températures moyennes de l'air.

Températures léthales supérieures.

Des températures très élevées sont fréquentes à la surface du sol. Il est intéressant de les comparer aux températures léthales supérieures des Fourmis. La définition même d'une température léthale est difficile : le temps d'exposition et l'hygrométrie de l'air ambiant jouent un rôle important. C'est pourquoi j'ai simplement déterminé le temps de survie en atmosphère sèche à différentes températures. (Au niveau du sol, l'humidité relative est très faible, souvent inférieure à 10 %.) Les Fourmis n'ont pas été testées au-delà d'une heure : les sorties des ouvrières durent rarement autant, surtout en période chaude où les déplacements sont rapides. Ainsi la perte d'eau est assez faible pour que l'on ait la certitude que l'Insecte n'est pas mort de déshydratation.

Des bocaux (contenant une coupelle d'acide sulfurique concentré pour deshydrater l'air) sont placés dans une étuve. Les Fourmis y sont enfermées; 5 à 6 minutes après la fermeture du bocal, la température et l'hygrométrie ont repris leurs valeurs initiales. En moins de 10 minutes, la température interne des plus grosses Fourmis (ouvrières major de *C. thoracicus*) a atteint une valeur qui reste stable pendant toute la durée de l'expérience. (Pour les petites espèces, l'équilibre est évidemment établi plus rapidement.) Je n'ai donc tenu compte que des temps de survie supérieurs à 10 minutes. Les mesures sont faites sur des groupes de Fourmis provenant d'au moins 2 nids différents, et fraîchement capturées. Les temps notés correspondent à l'arrêt de tout mouvement chez la moitié des sujets.

Les résultats sont présentés sous forme graphique : l'axe des abscisses porte des divisions correspondant à 10 minutes de survie : ainsi sur la figure 21, dans la première colonne, on voit que *Cataglyphis albicans* résiste 15 minutes à 55 degrés, 50 minutes à 50 degrés, une heure et plus à 45 degrés.

L'acclimatation joue un rôle particulièrement important dans la résistance des Fourmis aux températures élevées. Par exemple des ouvrières de *Messor aegyptiacus*, prélevées en juin sur un reg, résistent 20 minutes à 50 degrés. Des ouvrières de la même espèce, prélevées au début d'avril dans la vallée de la Saoura, meurent à cette température au bout de 6 à 7 minutes. Les expériences ont toutes été faites en avril et en mai pour les espèces sahariennes, en juillet et en août pour les espèces provençales. Les résultats ont ainsi une valeur comparative.

Genre *Cataglyphis* (figure 21). Les 4 espèces désertiques résistent près d'une heure à 50 degrés, température rapidement mortelle pour la plupart des autres Insectes (R. N. Chapmann 1926, F. Pierre 1958). *C. bicolor* et *C. cursor* sont à peine moins résistantes.

Genre *Camponotus* (figure 22). L'espèce saharienne *C. thoracicus* montre une résistance médiocre, mais cependant très supérieure à celle de l'espèce méditerranéenne. A 50 degrés, elle ne résiste que grâce à son volume : celui-ci lui confère une certaine inertie thermique et la possibilité de contrôler sa température pendant quelques minutes.

Les Fourmis moissonneuses (figure 21). Les espèces des sables ont des réactions nettement différentes de celles des espèces des sols compacts. La résistance aux températures élevées de *Messor arenarius* et de *M. caviceps* est moyenne : ces Fourmis supportent 45 degrés plus d'une heure. La résistance de *Monomorium chobauti* est remarquable : cette petite Fourmi arrive à supporter 50 degrés pendant 35 minutes, presque aussi longtemps que les *Cataglyphis*. Par contre *Messor aegyptiacus* possède une très faible résistance aux températures élevées, légèrement inférieure même à celle de son congénère provençal *M. barbarus*. Ces différences de résistance correspondent, en les amplifiant, aux différences entre les températures qu'atteignent, au même moment, la surface d'une dune et la surface d'un sol compact.

Les petites espèces sahariennes, *Monomorium salomonis*, *M. subopacum* et *Acantholepis frauenfeldi* (figure 22) ont sensiblement les mêmes réactions : une température de 50 degrés leur est rapidement fatale, mais elles supportent bien 45 degrés. L'espèce provençale *Pheidole pallidula* est, par contre, très sensible à la chaleur.

Genre *Crematogaster* (figure 22). Les espèces sahariennes ont une bonne résistance à la chaleur. *C. scutellaris* des environs de Marseille leur est nettement inférieure sous ce rapport, puisqu'elle meurt presque instantanément à 50 degrés. Comme ses congénères africains, cette espèce ne s'aventure pas sur le sol aux heures les plus chaudes.

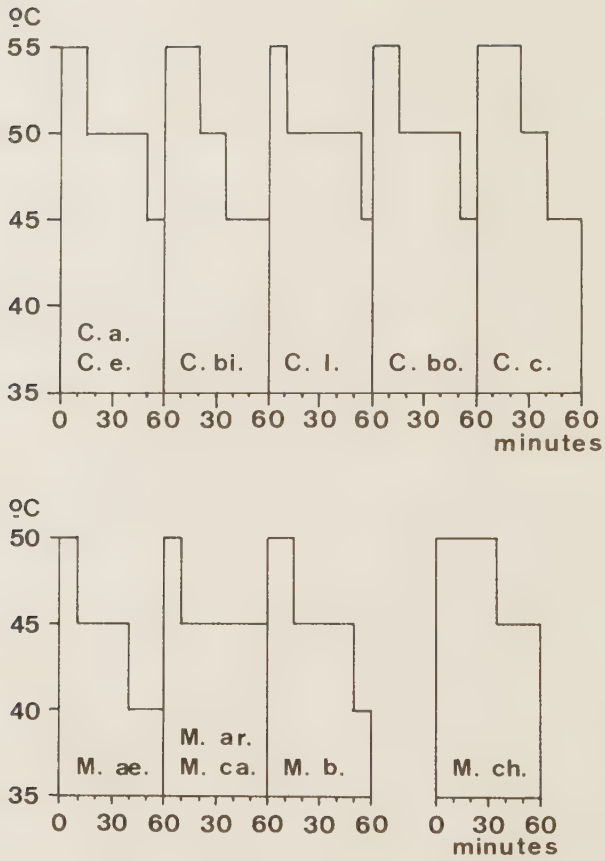


FIGURE 21. — *Durée de survie des Fourmis exposées à des températures élevées.*
Genre *Cataglyphis.* C. a. = *C. albicans.* C. e. = *C. emmae.* C. bi. = *C. bicolor.* C. l. = *C. lucasi.* C. bo. = *C. bombycina.* C. c. = *C. cursor.*
Genre *Messor.* M. ae. = *M. aegyptiacus.* M. ar. = *M. arenarius.* M. ca. = *M. caviceps.* M. b. = *barbarus.*
M. ch. = *Monomorium chobauti.*

*
**

La détermination des températures léthales inférieures n'a pas d'intérêt pratique. Les Fourmis sahariennes ne supportent pas une température inférieure à 0 degré. Mais il gèle rarement à Béni Abbès et les ouvrières ne s'affairent hors du nid que lorsque la température au sol dépasse le seuil thermique d'activité. Par grand froid elles s'enfoncent dans leurs galeries où la température ne descend pas au-dessous de 15-16 degrés à 50 centimètres.

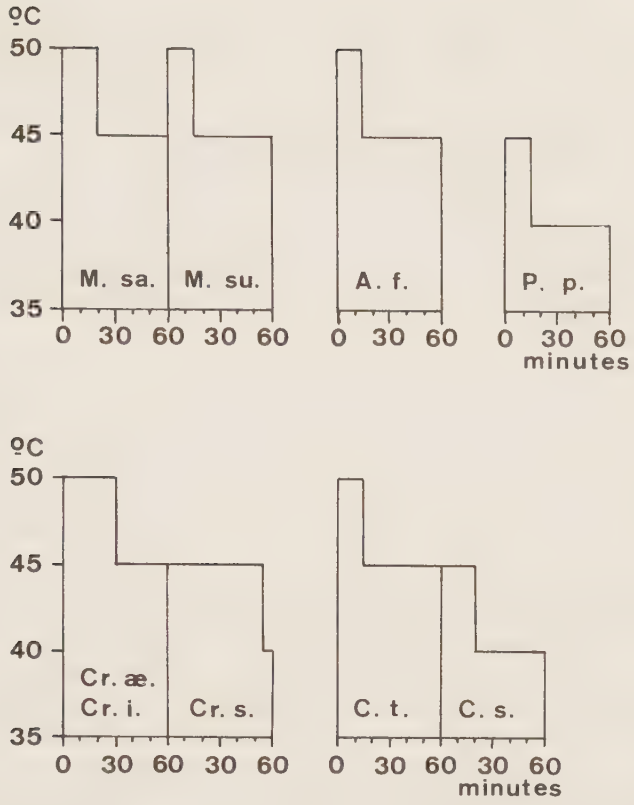


FIGURE 22. — *Durée de survie des Fourmis exposées à des températures élevées.*
Genre *Monomorium*. M. sa. = *M. salomonis*. M. su. = *M. subopacum*.
A. f. = *Acantholepis frauenfeldi*.
P. p. = *Pheidole pallidula*.
Genre *Crematogaster* : Cr. ae. = *C. aegyptiacus*. Cr. i. = *C. inermis*. Cr. s. = *C. scutellaris*.
Genre *Camponotus* : C. t. = *C. thoracicus*. C. s. = *C. sylvaticus*.

Conclusions

L'observation des sorties des ouvrières et le contrôle des températures sur le terrain confirment les résultats obtenus au laboratoire, surtout en ce qui concerne les seuils thermiques d'activité et les températures léthales supérieures.

Les Fourmis sahariennes ont une zone thermique d'activité d'environ 30 degrés. Les espèces thermophiles (*Cataglyphis, Monomorium*) ne sont guère actives au-dessous de 20 degrés mais supportent des températures très élevées (50 degrés). *Camponotus tho-*

racicus et *Acantholepis frauenfeldi* ont un seuil d'activité assez élevé, mais résistent moins bien que les espèces précédentes aux hautes températures. Les *Messor* qui sont sensibles aux températures élevées ont, par contre, une activité cohérente dès 15 degrés. Les *Crematogaster* sont remarquables par l'étendue de leur zone thermique d'activité qui atteint 33 à 34 degrés.

Les espèces provençales ont une zone d'activité légèrement décalée vers les basses températures par rapport à celle des espèces sahariennes. Ce décalage, peu important, est du même ordre de grandeur que les modifications du seuil d'activité dues à l'acclimatation thermique saisonnière.

Les températures léthales supérieures des Fourmis sahariennes ne sont pas beaucoup plus élevées que celles des Fourmis provençales.

Ainsi, les réactions vis-à-vis de la température ne montrent pas de rapport très net avec les caractères de l'habitat, au contraire de l'imperméabilité du tégument qui est en relation étroite avec la sécheresse du milieu.

Bien que très élevées chez quelques espèces, les températures léthales supérieures restent nettement au-dessous de la température atteinte par la surface du sol en saison chaude. Celle-ci dépasse régulièrement 50 degrés, plusieurs heures par jour, pendant 5 mois et atteint 60 degrés au début de l'été. Même si l'air à quelques millimètres de hauteur a une température bien inférieure (surtout s'il y a du vent), le risque de mort par la chaleur est grand pour les Fourmis. L'étude des rythmes d'activité montre que les sorties sont réglées essentiellement par la température au sol : plusieurs espèces réagissent avec une grande précision à une faible augmentation de cette température.

B — *La structure des nids et le comportement constructeur*

Dans la région de Béni Abbès, toutes les Fourmis nichent dans le sol à l'exception des *Crematogaster* des ergs qui creusent le bois. Leur architecture est peu évoluée : les nids sont constitués par un réseau plus ou moins dense de chambres et de galeries. *Messor aegyptiacus* est la seule espèce qui élève des dômes maçonnés à plusieurs centimètres au-dessus du sol.

Le plan du nid, mal défini, est variable suivant les qualités du sol (texture et humidité). Un nombre important de fouilles per-

met cependant de mettre en évidence un type de construction pour chaque espèce. Il est alors possible d'esquisser une classification des architectures.

Suivant le type de nid étudié, 3 techniques de fouille sont utilisées :
— Pour les grands nids en terrain compact, avec chambres et galeries nombreuses : enlèvement de tranches verticales de sol à partir d'une tranchée creusée à proximité des ouvertures.
— Pour les petits nids à une seule ouverture et galeries peu nombreuses, ces dernières sont suivies à partir de l'entrée.
— Pour les espèces arboricoles, l'arbre, dont la taille n'est jamais très grande, est déraciné et découpé au laboratoire.

Les difficultés rencontrées lors de la fouille des nids sont variables suivant les biotopes.

— Dans l'erg, la fluidité du sable sec constitue le principal obstacle. Dans les premiers décimètres, les galeries s'effondrent au moindre ébranlement. Plus profondément, le sable humide est cohérent, mais la grande dispersion des galeries les rend difficiles à suivre et oblige à des terrassements considérables. C'est surtout au pied des buissons, là où les branches ensablées et les débris consolident légèrement le sable, que la fouille est possible.

— Dans les djebels, le sol des oueds est très hétérogène : limon, sable, graviers et pierres de toutes tailles. Il est nécessaire de choisir des nids situés dans des zones peu caillouteuses.

— Dans les dayas, le sol se laisse bien entamer lorsqu'il est légèrement humide, ou riche en sable. Desséché, il peut devenir extrêmement dur.

— Dans les alluvions sablonneuses de la Saoura, la fouille est facile. Mais, à cause de la forte humidité à faible profondeur, les nids y ont une architecture spéciale, et je n'ai pu me contenter des seuls résultats acquis dans ce milieu.

De nombreuses fouilles ont ainsi été faites dans les dayas, où j'ai pu explorer entièrement plus de 20 nids de *Monomorium salomonis*. Par contre, dans l'erg, je n'ai jamais réussi à fouiller complètement un nid de *Messor*.

Les sociétés sont généralement peu importantes dans les dayas, à l'exception de celles de *Messor aegyptiacus*. Dans les oueds des djebels et surtout dans la vallée de la Saoura, on rencontre parfois des nids très peuplés. Il est avantageux d'étudier le nid d'une société d'importance moyenne : son architecture est assez simple, alors que les grosses sociétés habitent un réseau de chambres et de galeries très étendu et très complexe. La profondeur du nid, toujours grande,

dépend moins de l'importance de la population que de la sécheresse du biotope, et dépasse généralement 1 mètre dans les dayas. Lors de la fondation d'une société, un des premiers travaux des jeunes ouvrières est le forage d'une galerie verticale leur permettant d'échapper au dessèchement superficiel et aux températures extrêmes.

*
**

J'ai étudié les nids des 15 espèces communes, autant que possible dans les biotopes où elles présentent une constance élevée. J'ai pu définir pour chacune un type de nid et établir la classification suivante :

Nids en sol compact :

1) nids simples : peu ou pas de déblais autour de l'orifice qui est généralement unique :

Cataglyphis albicans
» *emmae*
» *bicolor*
Cardiocondyla batesii
Camponotus thoracicus
Crematogaster aegyptiacus (dans les oueds des djebels)

2) nids à nombreuses galeries et chambres. Déblais importants (cratères), presque toujours plusieurs orifices :

Monomorium salomonis
Acantholepis frauenfeldi

3) nids à dôme maçonné :

Messor aegyptiacus

Nids dans le sable :

1) dans le sable nu. Déblais importants, en croissant :

Messor caviceps
» *arenarius*
Monomorium chobauti

2) au pied d'un buisson. Peu ou pas de déblais :

Cataglyphis lucasi
» *bombycina*

Nids dans le bois :

Crematogaster inermis
» *aegyptiacus* (dans les ergs).

Le comportement constructeur des Fourmis est très souple, et les espèces qui sont capables de coloniser aussi bien les dayas que les jardins de la palmeraie adaptent leur architecture aux conditions locales. La classification proposée ne doit donc pas être considérée comme un cadre strict.

Pour chaque espèce, sera donnée une coupe demi schématique de celui des nids fouillés qui se rapproche le plus du type moyen. L'effectif des populations est approximatif. Il est à peu près impossible de ne pas laisser un grand nombre d'ouvrières s'échapper en surface ou par des galeries profondes pendant les terrassements importants que réclame la fouille d'un nid.

Nids des sols compacts.

Cataglyphis albicans (figure 23) et *Cataglyphis emmae* constituent le plus souvent de très petites sociétés composées d'une femelle féconde et de 60 à 100 ouvrières. Le nid est formé par une galerie verticale (pouvant dépasser 1 mètre dans les dayas) dans laquelle s'ouvrent quelques chambres superficielles (parfois abritées sous une pierre) et des chambres profondes. Il y a assez fréquemment à l'entrée du nid de *C. albicans* un petit croissant de déblais. Chez *C. emmae* les ouvrières dispersent leurs matériaux au loin. Lorsque les sociétés sont très populeuses, elles établissent un réseau de chambres et de galeries horizontales à faible profondeur, la galerie verticale restant l'axe du nid.

Cataglyphis bicolor habite dans les djebels des nids du même type mais qui possèdent souvent 2 ou 3 galeries verticales. Il n'y a généralement pas de déblais à l'entrée. Dans les alluvions de la Saoura, le nid, souvent très peuplé, est peu profond (60 centimètres) et n'est plus nettement divisé en un étage profond et un étage superficiel. Il y a plusieurs orifices soulignés par quelques déblais. La population est de 100 à 200 ouvrières dans les djebels, mais peut dépasser 2 000 dans la vallée de la Saoura où il y a souvent plusieurs femelles par nid.

Cardiocondyla batesii vit en société de quelques dizaines d'ouvrières. Le nid possède une galerie verticale, d'un diamètre de 1 à 1,5 millimètre, le long de laquelle s'ouvrent des chambres dont

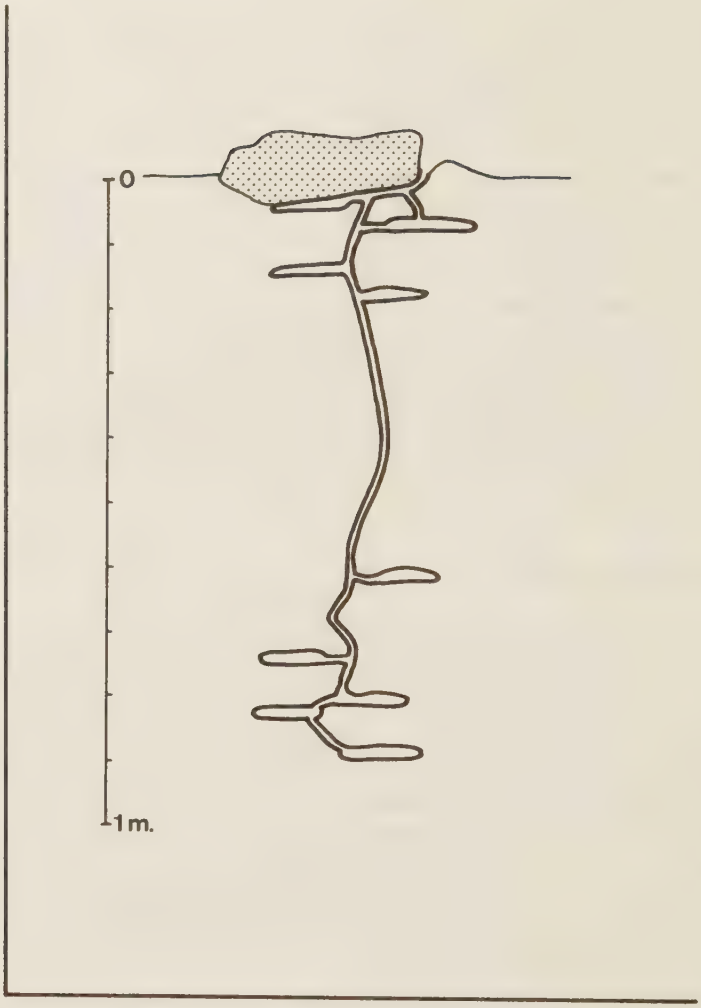


FIGURE 23. — *Nid de* Cataglyphis albicans *dans une daya de la Hamada du Guir.*

les plus superficielles constituent parfois des greniers garnis de minuscules débris végétaux. La profondeur dépasse couramment 50 centimètres dans la vallée de la Saoura. Elle est plus importante dans les dayas. Aucun déblai ne souligne l'orifice.

Camponotus thoracicus (figure 24). Les très jeunes sociétés ont un nid qui ressemble à celui de *Cataglyphis albicans*. Mais très vite les ouvrières établissent un important réseau de galeries horizontales. Les chambres superficielles peuvent être creusées sous les pierres, quand celles-ci sont de taille suffisante. Il y a fréquemment

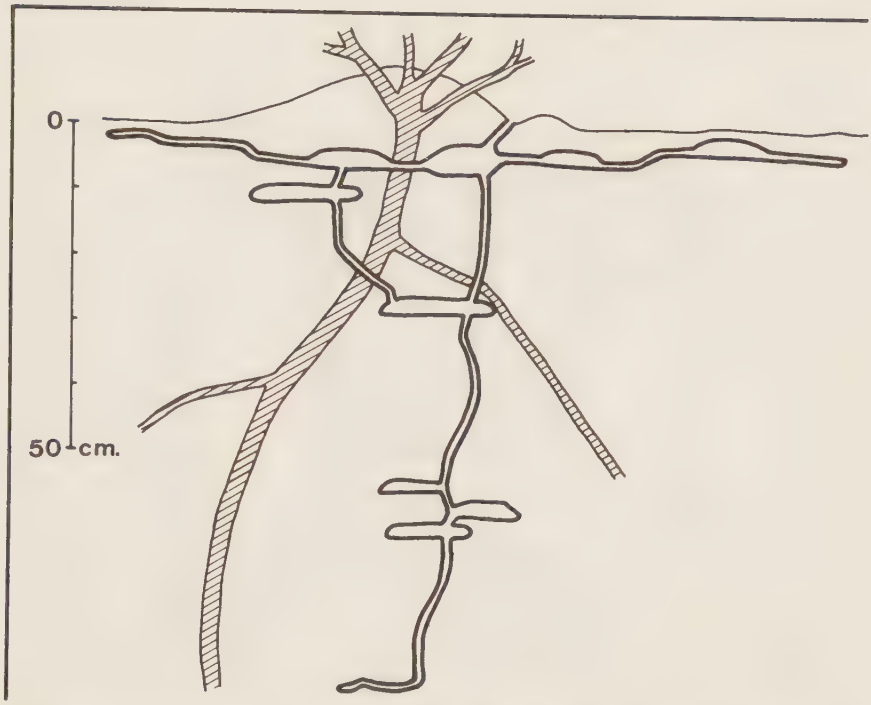


FIGURE 24. — *Nid de* Camponotus thoracicus *au pied d'un buisson de* Zilla *dans une daya de la Hamada du Guir.*

à l'entrée du nid un tas de graviers assez bien calibrés (2 à 4 millimètres de diamètre) dont les ouvrières reprennent une partie pour se barricader pendant la journée. (Certaines sociétés utilisent des débris végétaux dans ce but.) Ces petits graviers, agglomérés par de la terre, forment parfois une sorte de dôme, dans lequel sont creusées 1 ou 2 petites chambres. Les nids s'ouvrent presque toujours au pied d'un végétal. Dans les dayas les sociétés de plus de 500 à 600 ouvrières sont exceptionnelles; mais dans la palmeraie elles sont parfois très importantes.

Crematogaster aegyptiacus (figure 25) dans les oueds à Acacias, niche toujours en terre, au pied d'un arbre, les galeries s'appuyant contre l'écorce dont elles utilisent les crevasses. Quelques rares nids ne sont pas en relation avec un végétal vivant, mais on peut presque toujours retrouver une branche enterrée autour de laquelle se sont développées les premières galeries. Quand les pierres sont nombreuses, des chambres peuvent être creusées contre leur face inférieure. Les sociétés, monogynes, comptent rarement plus de 400 à 600 ouvrières.

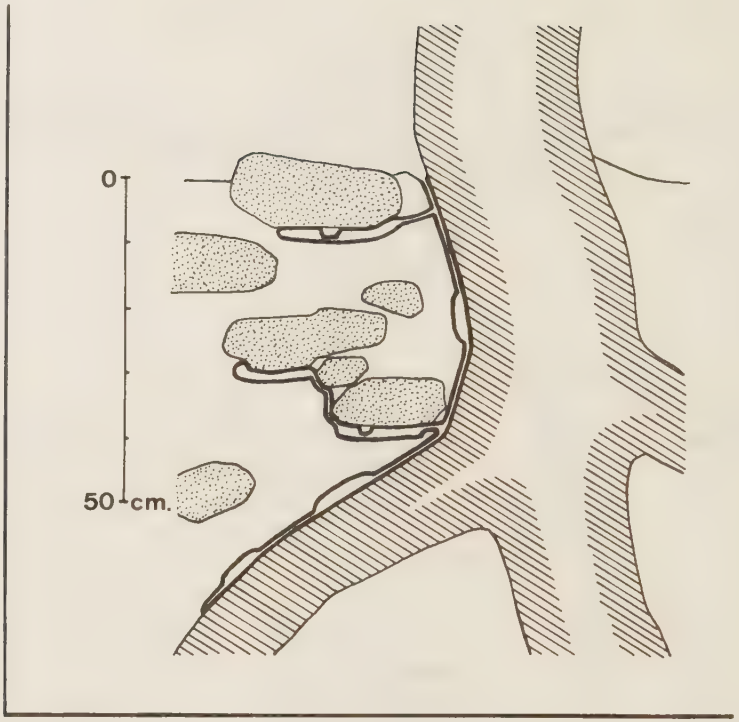


FIGURE 25. — *Nid de* Crematogaster aegyptiacus *au pied d'un Acacia dans un oued des Monts d'Ougarta.*

Monomorium salomonis (figure 26) vit souvent, même dans les dayas, en sociétés polygynes comportant plusieurs milliers d'ouvrières. Les nids sont alors constitués par un réseau de chambres et de galeries superficielles très rapprochées les unes des autres. Les cloisons de terre qui les séparent ont souvent moins d'un demi centimètre d'épaisseur. Il y a toujours quelques galeries verticales, et des chambres profondes en petit nombre. Les orifices, rapprochés les uns des autres, sont entourés d'un cratère circulaire de déblais, dont les pentes sont d'autant plus raides que la terre extraite est plus humide. Ces cratères confluent souvent pour former une espèce de faux dôme. Les jeunes nids, encore peu peuplés, n'ont qu'un seul orifice, très souvent dépourvu de cratère, car les ouvrières éparpillent les déblais.

Acantholepis frauenfeldi creuse des nids du même type que ceux de l'espèce précédente. Les galeries sont moins denses et un peu moins superficielles. Dans les alluvions de la Saoura, où la profondeur du nid ne dépasse guère 60 centimètres, il n'y a plus de sépa-

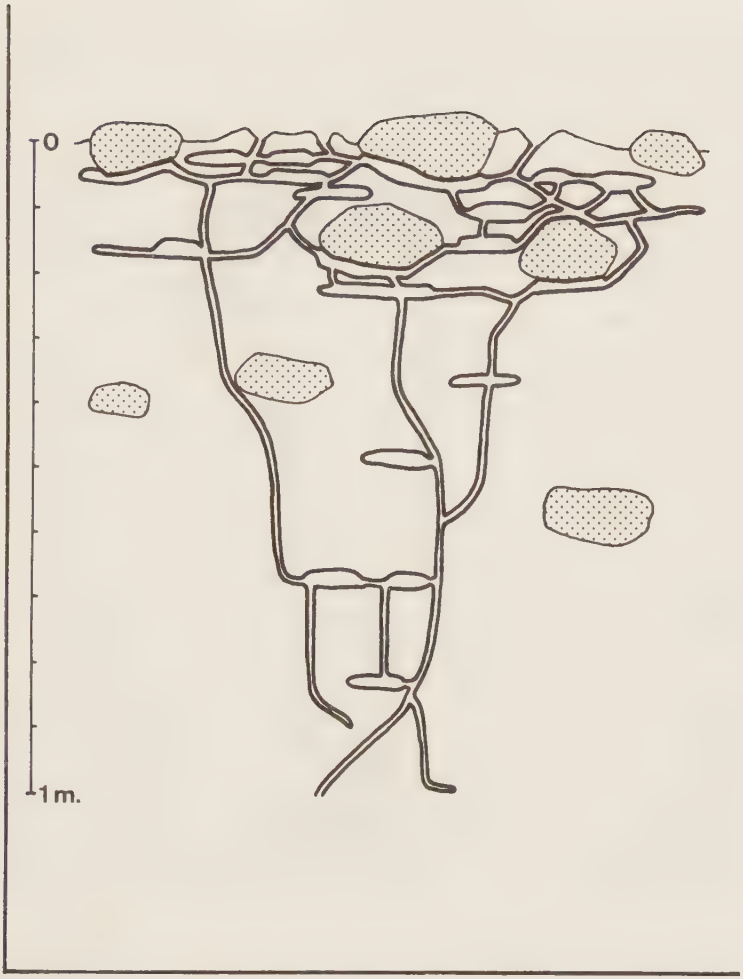


FIGURE 26. — *Nid de* Monomorium salomonis *dans un oued des Monts d'Ougarta.*

ration en étage superficiel et étage profond. Les déblais forment des cratères qui, lorsqu'ils ne confluent pas, sont souvent en forme de croissant. Lorsque le sol est très humide, les ouvrières extraient de la profondeur de petites boulettes de sable dont l'accumulation autour des orifices est très caractéristique. Les sociétés sont d'importance comparable à celle des sociétés de *Monomorium salomonis*.

Messor aegyptiacus (figure 27) est la seule espèce capable de construire au-dessus du sol. Le dôme n'est d'ailleurs pas constant : il n'existe que sur les nids des plus grosses sociétés, en particulier de celles qui vivent dans les dayas et en bordure des ergs. Il peut

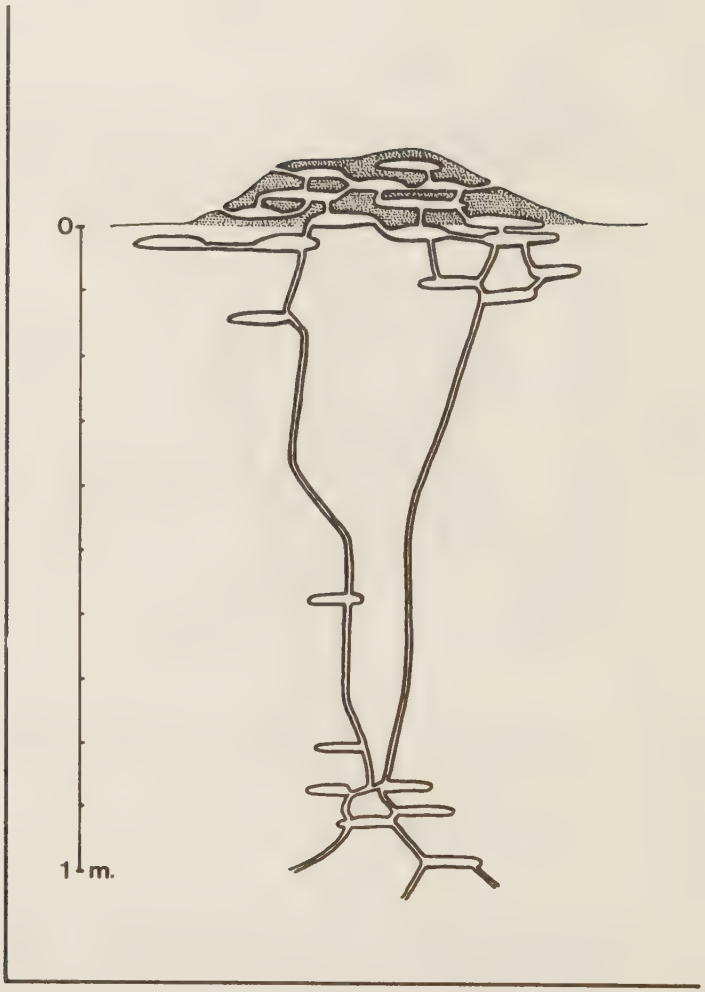


FIGURE 27. — *Nid de* Messor aegyptiacus *dans une daya de la Hamada du Guir.*

atteindre 1 mètre de diamètre pour 12 centimètres de hauteur; il est fait de graviers agglomérés avec de la terre. Une partie de ces graviers est récoltée à la surface du sol. Les alentours immédiats du nid sont généralement parfaitement nettoyés par les ouvrières; il est courant de voir, parmi celles qui rentrent chargées de graines, quelques individus portant une petite pierre entre leurs mandibules. Le dôme est entièrement creusé de galeries et de chambres aplaties (généralement utilisées comme greniers) dont les parois sont recouvertes par un enduit cireux noirâtre. Dans le sol, sous le dôme et

aux alentours, les chambres sont encore nombreuses. Certaines sont des greniers, d'autres des dépotoirs. Au printemps, le centre du dôme est occupé par le couvain. Les ouvertures sont rares, et régulièrement bouchées avec des graviers ou des débris végétaux, aux heures chaudes de la journée. Quelques galeries verticales conduisent à un deuxième étage du nid, situé le plus souvent à 1 mètre au moins de profondeur. Toutes les Fourmis s'y rassemblent pendant l'hiver. Les sociétés, qui semblent monogynes, comprennent plusieurs milliers d'ouvrières.

Il est remarquable que cette Fourmi construise des nids presque semblables à ceux des *Pogonomyrmex* des steppes et des déserts d'Amérique (W. Goetsch, 1932-1935-1959, W. M. Wheeller, 1960), se distinguant par leurs dômes maçonnés des terriers habituels chez les *Messor* (F. Doflein, 1920, H. Eidmann, 1926). Les autres Fourmis du Sahara habitent des constructions du même type général que celles de leurs congénères des régions méditerranéennes.

Dans la Saoura et dans les zones sableuses (oueds de djebels, tayerts de l'erg), il n'y a pas de dôme, les greniers sont creusés à quelques centimètres sous la surface. Le manque de matériaux de construction est évident dans ce type de sol. Il n'est pas toujours la cause de l'absence de dôme : ce dernier fait parfois défaut chez des sociétés importantes, vivant dans un sol dur et pourvu de graviers.

Les ouvrières établissent des pistes de récolte en débarrassant le sol des pierres qu'elles peuvent transporter. Ces pistes, particulièrement visibles sur les regs à graviers fins, peuvent atteindre une quarantaine de mètres de long sur 10 à 12 centimètres de large au départ. Elles se ramifient et disparaissent progressivement.

Nids du sable

Messor arenarius et *Messor caviceps*. Près de la surface, dans le sable sec, il existe un réseau de galeries plus ou moins horizontales à partir desquelles les orifices de sortie sont rétablis chaque soir. Il peut y avoir de 1 à 5 orifices (distants de 2 à 3 mètres au maximum). De rares galeries verticales ou très obliques s'enfoncent dans la couche humide du sable. Elles s'élargissent pour former quelques chambres où sont parfois entassés des débris végétaux et des graines. Les galeries, vers 60 à 80 centimètres de profondeur, à nouveau peu inclinées, se dispersent largement ; les chambres sont rares à ce niveau. La surface occupée par un nid doit être considérable, mais je n'ai jamais réussi à en faire une fouille complète, bien que j'aie suivi les galeries jusqu'à près de 3 mètres de profondeur.

A. Forel (1894) avait déjà tenté la fouille de nids de *Messor arenarius* dans les Hautes Plaines. Malgré la nature favorable du terrain, sable horizontal humide, donc cohérent, il avait dû renoncer, estimant qu'un nid pouvait s'étendre sur 50 à 100 mètres carrés et s'enfoncer à plus de 2 mètres. Dans l'erg, les nids semblent moins étendus, mais les difficultés de fouille sont bien supérieures.

L'entrée du nid de *M. arenarius* est soulignée par un croissant ou un cratère de grosses boulettes de sable tout à fait caractéristique. *M. cariceps* qui transporte des boulettes plus petites les disperse et les brise souvent en les déposant.

Monomorium chobauti (figure 28). Les quelques nids que j'ai pu fouiller entièrement n'étaient pas situés dans l'erg, mais dans un sable humide et assez compact, au sud de la palmeraie de Béni Abbès. Leur plan est très uniforme : un ou deux orifices (souvent soulignés par un cratère de sable) donnent accès à une longue galerie. On trouve quelques petits greniers près de l'entrée. Le nid est constitué par des chambres très plates, groupées dans un espace sphérique d'une vingtaine de centimètres de diamètre. Dans les sables humides où j'ai fait les fouilles, le nid est superficiel ; il est certainement plus profond dans les ergs où le sable est rarement cohérent avant 50 ou 70 centimètres. Je n'ai trouvé qu'une reine

Figure 28. — *Nid de* Monomorium chobauti *dans un sable humide, au sud de la palmeraie de Béni Abbès.*

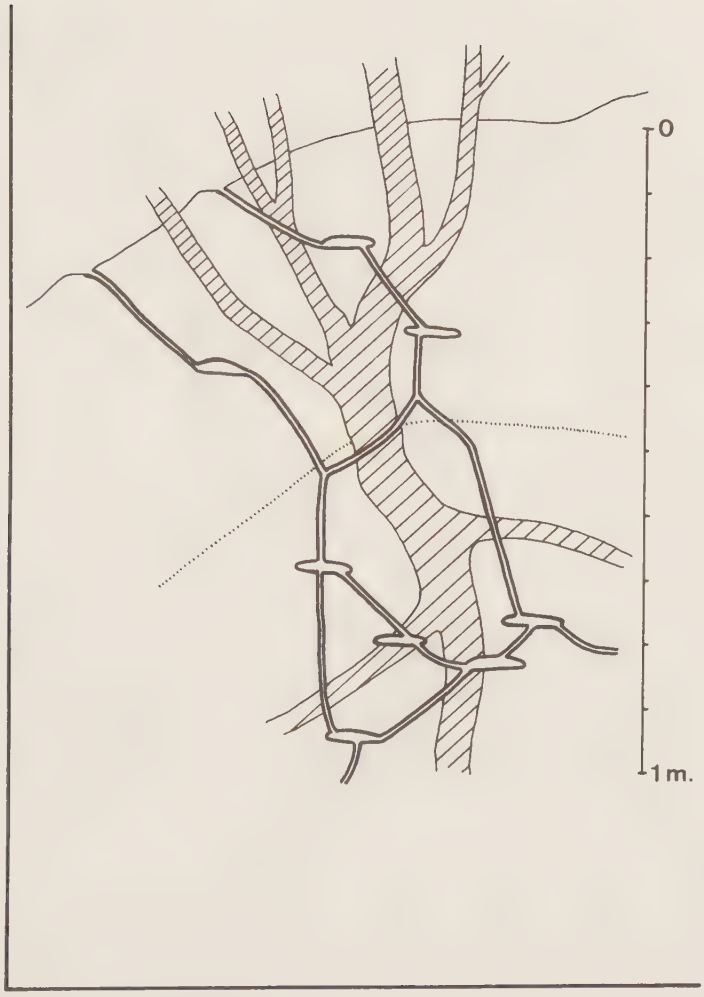


FIGURE 29. — *Nid de* Cataglyphis lucasi *dans le Grand Erg, au pied d'un buisson d'Allenda. Le pointillé indique le niveau du sable humide.*

et 400 à 700 ouvrières dans les petits nids fouillés; dans les ergs la plupart des sociétés sont beaucoup plus importantes.

Ces trois Fourmis moissonneuses nichent de préférence dans le sable presque horizontal et explorent les dépressions interdunaires. Les nids ne s'ouvrent que très rarement au pied d'un végétal. Les *Cataglyphis*, au contraire, nichent presque toujours au pied d'un buisson, et souvent à flanc de dune.

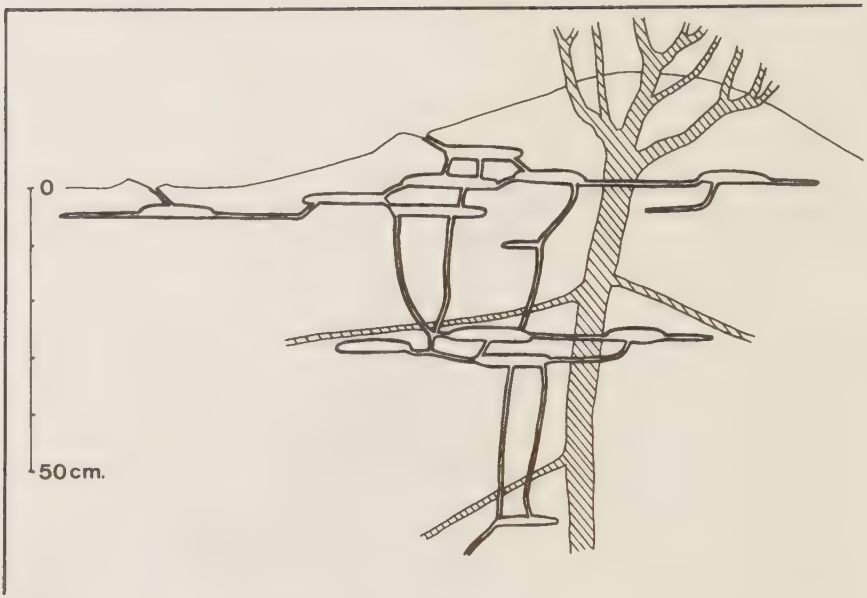


FIGURE 30. — *Nid de* Cataglyphis bombycina *au pied d'un* Atriplex halimus, *dans la vallée de la Saoura.*

Cataglyphis lucasi (figure 29). Le nid est constitué par un réseau lâche de galeries donnant accès à des petites chambres aplaties. Il y a plusieurs orifices, généralement sans cratères de déblais. Les galeries s'enfoncent dans le sable humide qui, au pied des buissons, n'est jamais très loin de la surface. Les sociétés ne comportent, le plus souvent, qu'une centaine d'ouvrières.

Cataglyphis bombycina (figure 30) creuse dans les ergs des nids du même type que l'espèce précédente, mais souvent les galeries et les chambres sont plus nombreuses et plus groupées. Dans les alluvions de la Saoura, le nid s'étale à faible profondeur. Il y a généralement deux étages superposés de chambres et de galeries. Les gros nids ont de nombreux orifices, distants de plusieurs mètres, et soulignés par un croissant de sable. Les sociétés sont d'importance variable : quelques centaines d'ouvrières dans la plupart des nids de l'erg, plusieurs milliers dans les nids polygynes de la vallée de la Saoura.

Nids creusés dans le bois

Dans l'erg, *Crematogaster inermis* et *C. aegyptiacus* (figure 31) vivent dans des galeries creusées dans le cœur d'arbustes vivants.

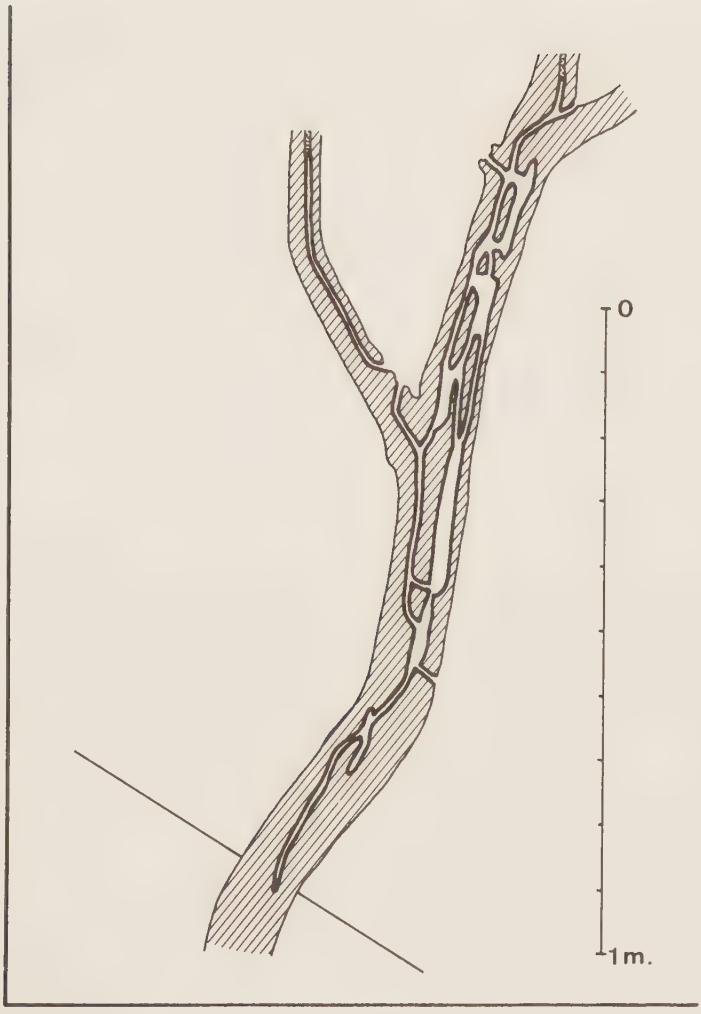


FIGURE 31. — *Nid de* Crematogaster aegyptiacus *dans un tronc d'Azel du Grand Erg.*

Elles choisissent presque toujours l'Azel (*Calligonum azel*). L'Allenda (*Ephedra alata*) est souvent plus abondante que l'espèce précédente, son tronc est aussi gros et son bois aussi tendre, elle est cependant rarement habitée. Les jeunes sociétés ne creusent pas et utilisent les galeries abandonnées par des Coléoptères xylophages. (Le Cerambycidae *Eremoceras surcouffi* Peyerimhoff est assez abondant : ses galeries larvaires, dans les grosses branches d'Azel, peuvent atteindre un diamètre de 1 centimètre).

Les sociétés adultes creusent le bois, presque toujours au-dessus du niveau du sable; ce sont les arbres dont le tronc et les grosses branches sont dégagés du sable qui sont habités (Planche III, figure 1). En été, la reine et le couvain se tiennent le plus haut possible, afin d'éviter la proximité de la surface de la dune, brûlante à midi. Les ouvrières savent construire des cloisons de bois mâché avec lesquelles elles bouchent partiellement les trous de vol des Coléoptères. Parfois les galeries récupérées par la société ne sont pas reliées entre elles et le nid tend vers la polycalie.

Je n'ai rencontré qu'un seul nid de *C. aegyptiacus* occupant deux arbustes (*Ephedra alata*) distants d'une dizaine de mètres. Les ouvrières avaient établi une piste à flanc de dune. D'ordinaire, elles évitent de s'aventurer sur le sable.

*
**

La profondeur des nids est toujours importante dans les biotopes secs, atteignant la couche de sol qui conserve d'une année à l'autre une humidité suffisante pour saturer l'atmosphère des galeries (*). Autant qu'une protection contre la sécheresse, la profondeur des nids assure une protection contre le froid. Si les chambres superficielles sont peu occupées en été, ce n'est qu'en hiver qu'elles sont tout à fait désertées, particulièrement par les espèces sensibles aux écarts thermiques telles que *Messor aegyptiacus*.

En sol compact, les chambres et les galeries forment un réseau assez dense, tandis que dans le sable, elles sont très dispersées. Il est normal que dans un sol dur, les Fourmis évitent les difficiles terrassements nécessités par de trop longues galeries. En sol sableux, le travail est plus aisé, et la dispersion des structures du nid est une assurance contre les éboulements toujours à craindre.

Forage des nids, transport du sable.

Les Fourmis qui creusent leur nid dans un sol cohérent arrachent des petites pierres et des particules de terre et les portent entre leurs mandibules pour les jeter à l'extérieur.

(*)Les comparaisons avec d'autres déserts sont malheureusement impossibles. Les seules observations sur la nidification des Fourmis sont celles de W. Goetsch (1932-1935) dans le désert d'Atacama, au Chili. Les nids y sont profonds de plusieurs mètres, mais les conditions physiques du biotope ne sont pas précisées.

Dans le sable, seules les plus petites espèces, *Leptothorax naeviventris* et *Monomorium santschii*, se contentent de creuser grain par grain. Les espèces de taille moyenne ou grande utilisent deux techniques particulières.

1) Le grattage. Il a été signalé par A. Lameere (1902) et par F. Santschi (1909). J'en ai décrit les modalités chez *Cataglyphis bombycina* (1956). L'ouvrière, campée sur ses pattes moyennes et postérieures, gratte le sable avec les antérieures et le projette vers l'arrière sous son abdomen (planche V, figure 1). Presque toutes les Fourmis savent gratter ainsi, mais seules *Cataglyphis bombycina* et *C. lucasi* le font très couramment et avec une remarquable efficacité. Elles utilisent cette méthode pour dégager les abords du nid du sable amené de la profondeur; les ouvrières mineuses, en effet, déposent leur charge très près de l'entrée. Les Fourmis travaillent généralement en groupe, la tête tournée vers l'entrée du nid et se déplacent vers l'arrière dès qu'elles ont creusé un petit sillon.

2) Le transport de sable à l'aide du « psammophore ». F. Santschi (1909) a baptisé psammophore ou barbe, l'ensemble des grandes soies (ammochètes) qui garnissent les mandibules, le clypeus, la gula et les palpes maxillaires de certaines Fourmis. Il a établi une classification de ces appareils, d'après l'implantation des soies qui les composent. Au Sahara sont représentés deux types :

— le psammophore gulaire des *Messor* et de *Monomorium chobauti :* soies courbes implantées à la face inférieure de la tête (Planche VI).

— le psammophore maxillaire : les palpes maxillaires très développés des *Cataglyphis* du sous-genre *Machaeromyrma*, *C. bombycina* et *C. lucasi,* sont garnis de deux rangées de longues soies (Planche VII).

Toutes ces Fourmis sont capables de transporter d'assez grosses boulettes de sable, même parfaitement sec, qu'elles maintiennent entre leurs mandibules et les soies de leur « barbe ». Elles utilisent presque toutes la même méthode pour constituer leurs boulettes : elles plantent les mandibules entrouvertes dans le sable puis reculent un peu. Le petit monticule de sable ainsi formé sous la tête est tassé avec les pattes antérieures (parfois avec l'abdomen ramené entre les pattes chez *Messor arenarius*). La Fourmi en se redressant emporte une charge qui se trouve en grande partie au-dessous des mandibules (Planche V, figure 2). Quand le sable est tout à fait sec, les boulettes s'effritent dès que la Fourmi ouvre

les mandibules. Elles sont un peu plus durables si le sable est humide, et c'est ainsi que *Messor arenarius* entoure les orifices de son nid des boulettes qui ont été remarquées depuis longtemps.

Mais toutes les Fourmis à psammophore ne vivent pas dans le sable : *Messor aegyptiacus* est incapable d'y creuser, bien que sa barbe soit aussi développée que celle de *M. arenarius*. Quand elle habite l'erg, c'est toujours à la faveur d'un affleurement de sol compact. Peut-être la forme de la tête intervient-elle pour faciliter le transport du sable. Les *Messor* véritablement arénicoles ont la face inférieure de la tête plate ou légèrement concave; la tête de *M. aegyptiacus* est presque sphérique (Planche VI). Le développement des soies n'est pas exactement, comme l'affirmait F. Santschi, « en raison directe de la richesse arénifère et de l'aridité du milieu » : *Messor arenarius* possède des soies médiocres et irrégulières, *Messor caviceps* a des soies bien rangées et de longueur très régulière. Ces deux espèces vivent côte à côte dans les dunes et transportent le sable avec la même adresse.

Il est cependant remarquable que toutes les grandes Fourmis des dunes soient munies d'un psammophore : celui-ci semble donc bien nécessaire au transport de quantités importantes de sable sec. L'exemple de *Messor aegyptiacus* montre que cet organe n'est pas suffisant pour permettre la vie dans les dunes; il faut aussi que le comportement de la Fourmi soit adapté, qu'elle sache se servir de son outil.

C — *L'alimentation*

Avec le forage et l'entretien des nids, la recherche de la nourriture représente une part très importante de l'activité des Fourmis. Alors que les travaux de terrassements se font dans la profondeur du sol, le ravitaillement de la société oblige les ouvrières à sortir. Dans les régions humides, certaines Fourmis vivent exclusivement aux dépens de Pucerons radicicoles qu'elles entretiennent dans leurs galeries; dans les milieux désertiques, aucune espèce ne peut se procurer ainsi toute sa nourriture.

Cette étude tendra, comme les précédentes, à mettre en évidence les particularités en rapport avec les conditions désertiques; elle portera sur les régimes alimentaires, les méthodes de récolte, les réserves et les facteurs qui conditionnent l'activité de récolte.

Régimes alimentaires.

Les ressources alimentaires sont rares au Sahara ; pourtant les Fourmis vraiment omnivores sont l'exception. Elles ont presque toutes un régime assez spécialisé : l'exploitation totale d'un biotope est le fait de l'ensemble de la population, composée d'espèces à régimes complémentaires.

Les Fourmis insectivores.

Toutes les espèces du genre *Cataglyphis* consomment essentiellement de petits Arthropodes. Elles récoltent des cadavres, mais sont assez agiles pour capturer des Insectes vivants, même ailés ; *C. bicolor* et *C. bombycina* savent attraper les mouches domestiques sur les ordures abandonnées dans la palmeraie de Béni Abbès. *C. albicans,* particulièrement agressive, s'attaque souvent avec succès à d'autres Fourmis bien plus puissantes qu'elle : *Camponotus thoracicus, Messor aegyptiacus.* Les autres espèces du genre ne sont que rarement myrmécophages. Toutes ces Fourmis chassent le plus souvent à terre, mais elles n'hésitent pas à explorer les rameaux des arbres et des arbustes, principalement au moment de la floraison.

Elles ne sont guère attirées par les substances sucrées. Les Cochenilles de *Tamarix* sont peu visitées. Les fleurs et bourgeons d'Acacia sont occasionnellement léchés au cours de la chasse. *C. bicolor,* dans la palmeraie, exploite les fruits tombés, en particulier les dattes qu'elle débite rapidement. *C. bombycina* s'attaque plus rarement aux fruits. Les autres espèces n'ont pas l'occasion d'en rencontrer.

Les Fourmis omnivores.

Camponotus thoracicus est partiellement insectivore, et ses ouvrières petites et moyennes sont très agiles. Cette Fourmi nocturne s'approche des lampes et des feux pour capturer les Insectes qui y sont attirés. Elle consomme beaucoup de substances sucrées. Les fleurs, les bourgeons, la gomme des Acacias sont léchés.

Au Sahara, les Homoptères sont abondamment représentés par des Membracidae, dont les larves constituent parfois sur les Acacias des groupements importants ; *C. thoracicus* les exploite activement. Je n'ai pas observé à Béni Abbès de larves radicicoles entretenues dans le nid, comme chez l'espèce affine *C. foleyi* du Tassili des Ajjer. Les Cochenilles sont peu communes et surtout radicicoles, sauf dans

la vallée de la Saoura et la palmeraie. *Parlatoria blanchardi* Tar., Cochenille à coque cireuse, très abondante sur les dattiers n'est pas léchée, mais quelquefois mangée par les petites espèces de Fourmis. Il n'y a pas de Pucerons hors des jardins.

Monomorium salomonis récolte tout ce qu'elle trouve : cadavres d'Insectes aussi bien que débris végétaux; elle ramène volontiers au nid de menues graines. Elle est également attirée par les fleurs, les Homoptères, la gomme des Acacias.

Les 2 espèces de *Crematogaster* se nourrissent d'Insectes et d'excrétats sucrés. Elles exploitent les Homoptères, le plus souvent à l'air libre, parfois aussi sur les racines, dans les biotopes à sol cohérent (en particulier sur *Pituranthos chloranthus* au Kheneg et Tlaïa). Ces Fourmis, lentes mais robustes, récoltent des cadavres et arrivent à capturer des proies vivantes assez grosses, Termites, Hétéroptères etc. Dans l'erg, elles ne s'aventurent guère sur le sable et l'arbre qu'elles habitent est, sauf au printemps, assez vite débarrassé de tous ses Insectes. Quelques Homoptères subsistent alors, vivant sur les racines et les parties ensablées du tronc où les Fourmis ne semblent pas pouvoir les rechercher. Le bois de l'Azel, très mou, est gorgé de sève, et les ouvrières lèchent dans le nid les parois fraîchement rongées des galeries. Peut être y trouvent-elles assez de nourriture; c'est au moins pour elles une source de liquide intarrissable.

Acantholepis frauenfeldi récolte des débris d'Insectes mais vit surtout de l'exploitation des Cochenilles. Cette espèce n'est abondante que dans la vallée de la Saoura et quelques dépressions humides, là où se développe un peuplement de *Tamarix*. Les Cochenilles (*Trabutina* principalement) y sont communes. *A. frauenfeldi* est la Fourmi la plus assidue à la récolte de leur abondante production de miellat.

Les Fourmis végétariennes.

Cardiocondyla batesii recueille de minuscules débris d'origine végétale. Ses greniers sont généralement peu garnis et paraissent même manquer dans quelques nids.

Monomorium chobauti exploite les Graminées, avec une nette prédilection pour les *Aristida*. Elle ramasse le plus souvent les graines tombées, mais est capable d'escalader les chaumes pour aller les cueillir.

Messor aegyptiacus récolte toutes les graines qu'elle peut trouver. Elle les ramasse à terre, mais sait aussi se procurer les graines

sur pied, soit en sectionnant les tiges, soit en les escaladant si elles sont trop grosses. Les espèces de l'erg, *M. arenarius* et *M. caviceps*, explorent les creux interdunaires où le vent accumule toutes sortes de débris végétaux. Faute de graines ces deux espèces, encore plus fréquemment que les précédentes, emportent des débris de tiges ou de feuilles. Au printemps, *M. caviceps* s'attaque souvent aux *Aristida* dont elle coupe les épillets encore verts.

Alors que ses deux congénères sont strictement végétariens, *M. arenarius* ne dédaigne pas les aliments d'origine animale; elle s'attaque parfois au petit Termite des dunes, *Psammotermes hybostoma* Desneux.

Méthodes de récoltes.

Les Fourmis insectivores chassent à vue et séparément, mais elles sont capables de coopérer au transport des plus grosses proies.

Les espèce omnivores fourragent isolément en général. Mais les *Crematogaster* et *Acantholepis frauenfeldi* établissent quelquefois une colonne pour exploiter un rassemblement d'Homoptères particulièrement dense.

Parmi les Fourmis végétariennes, *Cardiocondyla batesii* et *Messor arenarius* fourragent isolément. *Monomorium chobauti* et les deux autres *Messor* établissent des colonnes de récolte parfois très longues. Elles peuvent, chez *Messor aegyptiacus*, atteindre 40 mètres de longueur avant que les ouvrières ne se dispersent.

Réserves.

Les espèces insectivores ne font pas de réserves : les proies sont consommées peu de temps après avoir été rapportées au nid.

Lorsqu'elles complètent leur régime par des substances sucrées, les Fourmis ne les conservent guère davantage. Les *Cataglyphis* ont un jabot peu dilatable. Celui de *Acantholepis frauenfeldi* l'est beaucoup plus mais les ouvrières qui rentrent au nid avec le gastre distendu se hâtent en général de distribuer leur récolte. En période d'abondance, elles peuvent garder leur jabot plein pendant assez longtemps. Mais il n'existe chez aucune espèce saharienne d'ouvrières réservoirs spécialisées comme celles des *Myrmecocystus* des régions arides d'Amérique qui ont le gastre tellement distendu que tout déplacement leur est devenu impossible et qu'elles restent accrochées au plafond des chambres où s'est achevé leur gavage.

Chez la majorité des Fourmis bien nourries, le « corps gras » se développe modérément, n'affectant guère l'aspect extérieur du gastre, mais chez les ouvrières de *Camponotus thoracicus* il devient envahissant : il arrive à représenter 30 % du poids frais de l'Insecte. Le gastre est alors fortement distendu et ses segments s'écartent, laissant voir les membranes articulaires (planche VIII). Les ouvrières deviennent obèses à la fin du printemps, surtout dans les nids des djebels et des dayas où la nourriture est très abondante pendant quelques mois. A la fin de l'été, saison où le ravitaillement est difficile, les ouvrières sont redevenues normales. (Chez *C. mozabensis* du Sahara septentrional, il existe également, à la fin du printemps, des ouvrières physogastres. Dans les nids de *Formica polyctena* Foerst. d'Europe, on trouve en hiver des ouvrières obèses (G. Kneitz, 1965). Chez ces dernières, les ovarioles subissent un accroissement parallèle à celui du corps gras, alors que chez les ouvrières de *Camponotus thoracicus*, l'appareil génital ne montre pas de modification notable.)

Des analyses sommaires du corps gras de *C. thoracicus* ont donné les résultats moyens suivants :

— eau 60 %,
— lipides 30 % du poids sec,
— glucides (glycogène) 25 % du poids sec,
— des substances azotées, protéines et urates constituent l'essentiel du reste.

Les réserves lipidiques constituent non seulement une réserve d'énergie, mais également une source d'eau métabolique importante. Mais le « corps gras » ne renferme guère de lipides : 6 à 7 milligrammes au maximum chez les ouvrières les plus volumineuses de *C. thoracicus*. Par contre il est fortement hydraté et l'augmentation de la quantité d'eau contenue dans le corps d'une Fourmi qui « engraisse » est considérable.

Chez toutes ces espèces, il semble que le couvain soit consommé en période de disette : sa disparition est rapide et souvent totale dès le début de l'été.

Seules, les Fourmis moissonneuses constituent des réserves importantes. Le stockage des graines est rendu nécessaire par le fait que la plupart des végétaux sahariens libèrent leurs graines à la fin du printemps. Il est alors possible de faire des récoltes abondantes. Au cours de l'année, consommées par les oiseaux et les rongeurs, enfouies dans les crevasses du sol, les graines deviennent de plus en plus rares.

Une conséquence importante de la conservation des graines dans les greniers des Fourmis est leur hydratation : j'ai montré que des graines, exposées à une atmosphère humide, sont capables d'absorber une quantité d'eau non négligeable.

Messor aegyptiacus, les années favorables, peut en quelques semaines emmagasiner des quantités considérables de graines et se contenter ensuite d'une activité réduite hors du nid. (On connaît depuis longtemps l'efficacité du travail de récolte des *Messor :* dans les régions steppiques, ces Fourmis s'approprient une partie des récoltes de céréales et leur importance économique n'est pas négligeable.) Les Fourmis moissonneuses des ergs ont plus de difficultés pour se ravitailler : les végétaux sont très dispersés, et la maturation des graines est plus échelonnée que dans les dayas et les oueds des djebels. Aussi les greniers sont-ils beaucoup plus réduits et relativement peu garnis; à côté des graines, on y trouve souvent des débris de feuilles et de tiges, ce qui est rare chez *Messor aegyptiacus.*

Monomorium salomonis récolte occasionnellement des graines. Certaines sociétés ont plus particulièrement adopté un régime végétarien et entassent leurs réserves dans de petits greniers.

Activité de récolte

L'activité des ouvrières hors du nid dépend de facteurs physiques et de facteurs biologiques.

Les facteurs physiques.

Parmi les facteurs physiques c'est la température qui a l'action la plus nette et la plus générale.

Chaque espèce possède son seuil thermique d'activité : on peut constater que les ouvrières ne quittent le nid que si la température extérieure est supérieure à ce seuil. En hiver et au début du printemps, toutes les Fourmis, sauf *Camponotus thoracicus*, sont diurnes; si la nuit a été fraîche elles attendent pour sortir que le soleil ait suffisamment réchauffé le sol et l'air. (Dans le nid, la température qui ne s'abaisse pas au-dessous de 15 à 16 degrés à 50 centimètres, est compatible avec une certaine activité, même chez les espèces thermophiles.)

Une adaptation saisonnière permet aux Fourmis d'avoir des exigences thermiques plus faibles en saison froide qu'en été. *Messor aegyptiacus*, par exemple, commence à fourrager en mars lorsque la température au sol est de 10 degrés; en mai son activité n'est organisée qu'à partir de 12 degrés. (J. Castet, 1950, a observé

à Tamanrasset, où le climat est beaucoup plus froid en hiver qu'à Béni Abbès, que cette espèce organise ses colonnes de récolte à la température de 7 degrés au mois de mars.)

L'élévation de la température oblige les Fourmis à interrompre plus ou moins brutalement leur activité. Les espèces moissonneuses, *Messor* et *Monomorium chobauti*, sont très sensibles et réagissent avec précision. Dès que la surface du sol atteint 38-39 degrés, toutes les ouvrières de *M. aegyptiacus* s'abritent dans le nid. *M. caviceps, M. arenarius* et *Monomorium chobauti* disparaissent quand le sable atteint 41 ou 42 degrés. Cette température limite ne varie guère au cours de l'année, à la différence du seuil d'activité et de la température léthale supérieure.

Ces espèces ont ainsi des heures de sorties qui changent selon les saisons. Diurnes au printemps, où elles ne sortent que lorsque la température atteint une valeur suffisante, elles disparaissent en fin de matinée pour réapparaître dans l'après-midi, dès que la température s'est adoucie. Quand les températures moyennes augmentent, elles sortent de plus en plus tôt le matin et rentrent de plus en plus tard le soir, tandis que se prolonge la pause diurne. En été, elles sont presque parfaitement nocturnes : elles sortent du nid peu avant la chute du jour, s'activent toute la nuit et s'enferment dans le nid 1 heure ou 2 après le lever du soleil.

Ce rythme est très net pour *Messor aegyptiacus*. Mais les espèces arénicoles ont leur activité diurne fréquemment perturbée par le vent : même peu violent, il gêne leurs déplacements et obstrue les orifices du nid, obligeant les ouvrières à s'abriter alors que la température est encore supportable.

Les réactions des autres espèces sont moins précises. Elles supportent des températures plus élevées, et l'arrêt de leur activité est progressif. Quand le sol atteint 44-45 degrés *Crematogaster aegyptiacus* et *Monomorium salomonis* ont disparu. A 46-47 degrés, *Acantholepis frauenfeldi* et *Cataglyphis bicolor* s'abritent à leur tour. *Cataglyphis albicans* et *C. bombycina* circulent encore sur des sols dont la température dépasse 50 degrés. Il m'est arrivé de voir *C. bombycina* circuler sur du sable à 58 degrés, mais il s'agissait toujours d'ouvrières isolées, allant à toute vitesse d'un buisson à l'autre. A l'entrée du nid le va-et-vient cesse pour ces deux espèces lorsque le sol atteint 46 à 48 degrés.

Seules les espèces à longues pattes sont capables de ces performances : très véloces, elles ne s'exposent que brièvement ; d'autre part, plus on s'écarte de la surface d'un sol surchauffé, plus la température de l'air diminue.

Les *Crematogaster* de l'erg, qui ne circulent que sur les branches, restent hors du nid aux heures de canicule, mais les températures qu'elles ont à supporter sont sensiblement celles de l'air à 1 mètre. Les maximums diurnes sont très rarement supérieurs à 45 degrés, température parfaitement supportée pendant plusieurs heures.

La diversité des exigences thermiques des espèces d'un même biotope aura pour principal résultat, surtout au début et à la fin de la saison chaude, de leur imposer des heures de sortie et de rentrée bien différentes.

La radiation solaire, en plus de son action sur la température du sol est importante pour les espèces du genre *Cataglyphis* (*C. bombycina* surtout) et pour *Acantholepis frauenfeldi*. Ces Fourmis, peu actives à 25 degrés à l'ombre, le sont nettement plus à 20 degrés si elles sont au soleil. Par temps couvert leur activité est faible à moins que la température ne soit très élevée.

Une seule espèce est nettement lucifuge et presque toujours nocturne : *Camponotus thoracicus*. Un éclairement de 5 lux suffit en élevage pour empêcher, ou au moins retarder la sortie des ouvrières. Dans la nature, les ouvrières se pressent le soir à l'entrée du nid; mais elles ne sortent qu'une à deux heures après le coucher du soleil.

La brusque augmentation de l'humidité de l'air consécutive aux précipitations est appréciée par plusieurs espèces, en même temps que la baisse de température.

Une pluie, même faible, fait sortir *Camponotus thoracicus* en plein jour. Plusieurs heures après une précipitation importante, les grosses ouvrières continuent à s'activer au soleil.

Les *Messor*, en cas de pluie, interrompent leur repos diurne pour s'activer autour du nid. Mais elles n'organisent pas de colonnes de ravitaillement.

Les facteurs biologiques.

La présence de couvain entraîne une grande activité des ouvrières : c'est un fait général chez les Insectes sociaux.

Dans les nids des Fourmis du Sahara les larves sont nombreuses au printemps : les pluies de la fin de l'hiver permettent presque toujours le développement de la flore et les ressources alimentaires sont assez abondantes. Les ouvrières ont alors une activité considérable, sortant du nid tant que les conditions externes le leur permettent. Les difficultés du ravitaillement en été ont pour conséquence une disparition, généralement totale, du couvain. En automne, il n'y a pas de reprise de la ponte dans les biotopes secs, et, bien que

les conditions thermiques et hygrométriques soient comparables à celles qui règnent au printemps, l'activité des Fourmis est faible.

Cette variation de l'activité est particulièrement nette chez *Messor aegyptiacus* : à la fin de l'été les sorties des ouvrières s'interrompent de bonne heure et ne reprennent pas toujours l'après-midi. Certaines sociétés ne forment même pas de colonnes de récoltes tous les jours alors que les conditions externes restent favorables. Outre l'absence de couvain, la quantité de réserves accumulées doit intervenir chez cette espèce. Ce sont généralement les grosses sociétés bien situées dans des zones à végétation dense qui sont les moins actives à l'automne. Ce sont les mêmes qui restent le plus longtemps enfermées en saison froide, ne reprenant parfois qu'à la fin de mars leur activité à l'extérieur.

Chez la plupart des espèces, les jeunes sociétés sont plus actives que les sociétés adultes. Ainsi, chez des Fourmis qui essaiment en automne, *Crematogaster aegyptiacus, Monomorium salomonis, Camponotus thoracicus,* la ponte débute très vite et le développement du couvain est seulement ralenti par les froids hivernaux dont la jeune société est mal garantie. En élevage au laboratoire, la ponte et le développement des larves ont lieu régulièrement tout l'hiver. Les sociétés adultes, par contre, subissent un repos hivernal : la ponte est interrompue, le plus souvent du début de novembre à la fin de février, le développement des larves est plus ou moins totalement arrêté. Pourtant, dans les nids profonds, la température n'est jamais très basse et les ouvrières restent actives. En élevage, cet arrêt de la reproduction semble également constant.

Il n'y a apparemment pas de rythmes internes chez les Fourmis pour régler l'activité quotidienne : celle-ci est sous la dépendance des facteurs externes, principalement de la température.

Par contre, les résultats de quelques élevages au laboratoire laissent penser que l'arrêt de la reproduction en hiver peut n'être pas causé seulement par une nourriture insuffisante (comme c'est le cas en été) et par la baisse de la température.

D — *La reproduction des sociétés*

Essaimage.

Il y a deux saisons d'essaimage à Béni Abbès. Elles correspondent à peu près aux périodes pluvieuses ; les températures moyennes

sont alors comprises entre 20 et 30 degrés. Le tableau 10 indique, pour les espèces les plus communes, la date d'envol des sexués.

Les essaimages effectivement observés sont marqués d'une croix. Un point d'interrogation indique que la date d'essaimage a été estimée d'après la présence de sexués dans les nids ou la récolte de femelles fondatrices.

Tableau 10. — *Calendrier des essaimages à Béni Abbès.*

Espèces	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Messor aegyptiacus										+	+	
Messor arenarius										?	+	
Messor caviceps										?	?	
Monomorium chobauti										+	?	
Monomorium salomonis				+	+	+				+		
Cardiocondyla batesii					+							
Crematogaster inermis										?		
Crematogaster aegyptiacus									+	+		
Acantholepis frauenfeldi					+				+			
Camponotus thoracicus				+	+	+			+			
Cataglyphis emmae				+								
Cataglyphis bicolor					+	+						
Cataglyphis bombycina				+	+							
Cataglyphis lucasi				?								
Cataglyphis albicans				+								

Si la plupart des espèces ont un seul essaimage annuel, quelques-unes en ont deux, tout au moins pour les sociétés des biotopes les plus favorisés : palmeraie, lit de la Saoura. Ce sont *Camponotus thoracicus* et *Monomorium salomonis*. *Acantholepis frauenfeldi* se reproduit aussi à l'automne, mais plus irrégulièrement que les deux espèces précédentes. Il est possible que d'autres espèces puissent avoir une deuxième période de reproduction lors d'une année particulièrement favorable.

Camponotus thoracicus, *Monomorium chobauti*, *Messor arenarius* produisent simultanément des mâles et des femelles à chaque essaimage. Les autres espèces ne produisent ordinairement qu'un sexe à la fois. Mais il n'est pas très rare chez *Monomorium salomonis*, *Cataglyphis albicans*, *C. emmae*, *C. bombycina* et *Acantholepis frauenfeldi* de trouver des individus des deux sexes dans le même nid.

Le nombre des sexués dépend essentiellement de l'importance de la société : une dizaine à peine chez *Cataglyphis albicans,* parfois plusieurs centaines chez *Acantholepis frauenfeldi, Monomorium salomonis* et dans les gros nids de *Camponotus thoracicus.*

Du fait de la grande dispersion des nids et du petit nombre des sexués, l'essaimage est généralement un phénomène discret. Il a lieu dans l'après-midi ou le soir, sauf pour les *Cataglyphis* dont les sexués sortent souvent en plein soleil.

Pour *Camponotus thoracicus* une pluie est déterminante : le jour même, une demi-heure après le coucher du soleil, les sexués prennent leur vol. L'essaimage ne se produit parfois que le lendemain ; il a lieu deux et même trois soirs de suite pour les plus gros nids de la palmeraie. Cependant, même en l'absence de précipitations, les sexués prennent leur vol lorsqu'ils sont mûrs.

Les *Messor* ne semblent essaimer qu'après une période pluvieuse suffisamment prolongée pour humidifier profondément le sol.

Accouplement

Toutes les espèces effectuent un vol nuptial, d'importance variable. Le plus souvent l'accouplement se fait à terre, la femelle étant incapable d'entraîner le mâle; les sexes ne sont de taille très différente que dans les genres *Acantholepis* et *Crematogaster.*

La « course nuptiale », décrite par W. Karawaiew (1912) et F. Santschi (1929) chez les *Cataglyphis* n'est généralement que la phase finale du rapprochement des sexes. Les mâles volent bien, très rapidement, et recherchent au vol les femelles moins actives. Ils se posent près d'elles pour les poursuivre à la course. Mais ils sont très capables, particulièrement *C. bombycina,* d'attaquer une femelle en vol, pour s'accoupler après sa chute.

Fondation des sociétés

La jeune société est toujours fondée par une femelle isolée. Sa croissance est rapide, favorisée par les températures moyennes élevées.

J'ai pu suivre en élevage la fondation chez *Messor aegyptiacus, Crematogaster aegyptiacus, Monomorium salomonis, Acantholepis frauenfeldi, Camponotus thoracicus, Cataglyphis bombycina, C. albicans* et *C. bicolor.*

Au printemps, à la température moyenne d'avril et mai (25 à 28 degrés), les œufs sont pondus 10 à 20 jours après l'accouplement et les premières ouvrières éclosent au bout de 10 à 12 semaines.

En automne, les essaimages ont des suites qui varient suivant les espèces :

— les femelles de *Monomorium salomonis* et de *Camponotus thoracicus* pondent après deux semaines environ. Si la température reste clémente, et si le couvoir est dans un lieu suffisamment abrité, il peut y avoir une éclosion d'ouvrières avant l'hiver. Le plus souvent les larves évoluent lentement et les ouvrières n'éclosent qu'en mars. On trouve parfois début mars des femelles fondatrices de *Camponotus thoracicus* avec quelques œufs seulement. Peut-être ont-elles subi une diapause hivernale ; il est possible également que leur première couvée ait été détruite.

— chez *Messor aegyptiacus,* la fondation est beaucoup plus lente : la femelle, après s'être accouplée en octobre ou novembre, ne pond que fin mars, et les ouvrières apparaissent en juin, au bout de 7 à 8 mois.

Le couvoir est généralement très superficiel ; les galeries qui s'enfoncent vers la profondeur humide du sol sont creusées par les premières ouvrières. Même chez les espèces à fondation rapide, la dessication des femelles est une cause importante d'échec. Les *Messor* sont particulièrement exposées : les femelles n'arrivent pas toujours à passer l'hiver. J'en ai trouvé des dizaines en février 1960, déssechées dans leurs loges après un hiver sec. En avril 1956, après un hiver pluvieux, les femelles de *Messor,* entourées de leurs larves n'étaient pas rares sous les pierres, à la périphérie des dayas.

*
**

L'activité des Fourmis est donc fortement sous la dépendance des facteurs climatiques :

— la température agit directement sur leurs déplacements, son élévation favorise la reproduction, tant que la nourriture est abondante ;

— les précipitations ont également un rôle important : de leur abondance dépend la quantité de nourriture disponible. C'est ainsi que si le printemps est très sec, le couvain est rare dans les nids des dayas ; les sexués apparaissent en petit nombre et peuvent même manquer dans de nombreux nids.

Le climat du Sahara septentrional est considéré par les météorologistes comme un type extrême de climat méditerranéen ; il n'est

pas surprenant que le cycle annuel des Fourmis de Béni Abbès soit sensiblement le même que celui des Fourmis de Berbérie :

— maximum d'activité au printemps, où toutes les conditions sont favorables ;

— baisse d'activité en été, en rapport avec la raréfaction du couvain qui est la conséquence des mauvaises conditions trophiques ;

— reprise d'activité plus ou moins nette en automne, principalement chez les espèces qui ont un essaimage en cette saison ;

— forte baisse d'activité hivernale, due en grande partie aux basses températures, qui n'entraînent pourtant pas une véritable hibernation.

CONCLUSIONS

Récapitulant les résultats de cette étude, je m'attacherai à distinguer les caractères anatomiques et physiologiques et les traits de comportement qui me paraissent propres aux espèces sahariennes, de ceux qui sont habituels chez les Fourmis. La valeur de ces particularités et l'importance de la vie en société en tant que facteurs favorisant la vie au désert seront discutées.

Caractères anatomiques.

Tous les auteurs qui ont étudié les animaux des déserts ont essayé de mettre en évidence les caractères anatomiques qui leur sont particuliers, et de trouver une relation entre ces caractères et les conditions du milieu : forte insolation, températures élevées, sécheresse, abondance du sable, etc. Pour les Fourmis, W.M. Wheeler, F. Santschi, F. Bernard ont déjà signalé quelques caractères anatomiques qu'ils estiment être propres aux espèces des déserts ; je passerai en revue les particularités du tégument, de la pilosité, des pattes, des stigmates et des glandes rectales.

Le tégument protège l'Insecte contre la radiation solaire très intense et contre la dessication, particulièrement à craindre au Sahara. Son épaisseur est sensiblement la même chez deux Fourmis de taille égale, appartenant à un même genre, provenant l'une de Provence, l'autre du Sahara. On sait d'ailleurs que l'imperméabilité d'une cuticule d'Insecte n'est nullement liée à son épaisseur. Quant à la protection contre les radiations, elle est, en ce qui concerne l'infra-rouge, à peu près nulle.

Les Fourmis du Sahara n'ont pas de pigmentation particulière : les espèces sombres sont aussi nombreuses que les espèces claires. F. Bernard (1948), généralisant des résultats obtenus expérimentalement sur *Leptothorax tuberum,* envisage la possibilité d'une action du climat sur la pigmentation : les températures élevées et la sécheresse provoqueraient l'éclaircissement du tégument. Parmi les espèces à vaste répartition géographique, *Cataglyphis albicans* est en

effet représentée en Berbérie humide par des races noirâtres, au Sahara par des races jaunâtres ou rougeâtres. Par contre, les races sahariennes de *Cataglyphis bicolor* sont entièrement noirâtres ; en Berbérie, d'où est originaire le type de l'espèce, la tête et le thorax sont rouges, l'abdomen seul est noir. La pigmentation des ouvrières de *Monomorium salomonis, Acantholepis frauenfeldi, Messor aegyptiacus, Crematogaster inermis,* est sensiblement la même, qu'elles vivent au désert ou dans des régions humides.

La dense pubescence argentée de *Cataglyphis bombycina* semble, à priori, constituer une protection contre la radiation solaire. Digby a conclu de ses expériences que la pilosité des Insectes exposés au soleil n'affectait pas sensiblement leur élévation de température. Des ouvrières débarassées de leur pubescence, exposées au soleil, montrent la même résistance que des ouvrières intactes (Délye, 1957). Cette pubescence est d'ailleurs unique au Sahara : toutes les autres Fourmis sont pratiquement glabres, elles ne possèdent que quelques soies éparses sur le corps.

Pourtant, si toutes les *Cataglyphis* sahariennes ont, en étuve, à peu près la même résistance aux températures élevées, seule *C. bombycina* circule parfois en plein soleil, sur un sol dont la température dépasse largement 50 degrés. Le rôle protecteur de sa pubescence n'est donc peut être pas absolument négligeable.

Le psammophore semble un organe nécessaire à toutes les Fourmis de grande taille vivant dans le sable vif. F. Santschi avait remarqué la relation entre « la sécheresse et la richesse arénifère du milieu » et le développement de cette barbe; F. Bernard critiquant cette opinion, cite l'exemple de *Messor sanctus,* Fourmi à psammophore, qui vit en Berbérie humide, mais cette espèce niche fréquemment dans les dunes littorales. Le psammophore parait ainsi caractéristique des Fourmis arénicoles, plutôt que des Fourmis des déserts.

Les pattes ne présentent aucun caractère particulier. Leur pilosité est normale. Des Fourmis à pattes longues (*Cataglyphis, Acantholepis*) vivent à côté d'espèces trapues (*Monomorium, Messor*). Il n'y a pas de différences de proportions en relation avec leur habitat entre espèces d'un même genre.

L'étanchéité de la fermeture des stigmates est importante au Sahara où les pertes d'eau par évaporation sont très rapides. La morphologie de ces organes varie d'un genre à l'autre, mais il n'y a ni différence de taille relative, ni différence importante de structure entre les espèces d'un même genre, selon qu'elles vivent au Sahara ou dans des régions humides (Délye, 1965).

Il est admis que les glandes rectales servent à la réabsorption de l'eau contenue dans le rectum. Au nombre de six, ces glandes sont du même type que celles de l'Abeille ; leur structure est variable suivant l'âge et l'état physiologique de l'Insecte. Je n'ai pu mettre en évidence aucune différence importante de taille relative entre les glandes d'espèces sahariennes et d'espèces méditerranéennes appartenant à un même genre (*Messor, Camponotus, Cataglyphis*).

Physiologie du tégument.

Comme celui de tous les Insectes, le tégument des Fourmis est légèrement perméable. En raison de la grande sécheresse de l'air et des températures élevées au désert, le pouvoir évaporateur de l'air est grand et les pertes d'eau par transpiration peuvent être considérables. Les pertes d'eau des Fourmis du Sahara sont à 40 degrés, en air sec, de 0,73 à 1,56 milligramme par centimètre carré et par heure ; les pertes des Fourmis de Provence sont de 2,08 à 3,60 milligrammes par centimètre carré et par heure. Il y a donc une relation nette entre l'aridité du milieu d'origine et l'imperméabilité de la cuticule.

Dans les mêmes conditions, les pertes d'eau sont relativement plus importantes chez les petits Insectes que chez les grands : les Fourmis dominantes au Sahara sont de taille forte ou moyenne. La longueur des ouvrières de *Messor* et de *Cataglyphis* est généralement comprise entre 4,5 et 10 millimètres ; celle des ouvrières de *Camponotus thoracicus* entre 8 et 17 millimètres. *Monomorium salomonis* est la seule espèce très commune dont la taille soit assez faible, 2,5 à 3,5 millimètres, mais son imperméabilité tégumentaire est particulièrement élevée.

Comportement.

A la différence des propriétés du tégument, le comportement des Fourmis sahariennes ne diffère pas beaucoup de celui des espèces des bords de la Méditerranée. Les réactions vis à vis de la température, l'architecture des nids et le comportement constructeur, les sorties pour la recherche de la nourriture, la reproduction des sociétés n'ont rien de fondamentalement original au désert.

A Béni Abbès, les températures, assez basses en hiver, sont beaucoup plus élevées en saison chaude qu'à Marseille. Mais les réactions des Fourmis vis à vis de ce facteur ne sont pas nettement en

relation avec leur origine : les espèces d'un même genre ont généralement des comportements qui diffèrent peu. En particulier *Messor aegyptiacus* du Sahara est aussi peu résistante aux températures élevées que son congénère provençal *M. Barbarus*. L'acclimatation modifie les réactions des Fourmis : le seuil thermique d'activité et, dans une moindre mesure, la température léthale sont en été plus élevés qu'en hiver.

Les nids des Fourmis sahariennes se répartissent en trois catégories dont les deux premières au moins assurent à leurs habitants un micro-climat très satisfaisant. Les nids du sol compact, où les galeries sont assez denses, possèdent des chambres situées à une profondeur telle que l'humidité y soit toujours notable et que la variation thermique annuelle s'y fasse seule sentir. En Europe où les nids sont souvent plus superficiels, l'isolation thermique est médiocre : le froid provoque un arrêt total de l'activité des Fourmis, qui ne s'observe pas au Sahara. Dans le sable vif des ergs, les nids offrent les mêmes conditions climatiques. Leurs galeries sont très dispersées, limitant ainsi les conséquences des éboulements. Ce type de nid n'est pas représenté en Europe où les sables, littoraux ou continentaux, sont plus ou moins stabilisés. Dans les nids du bois, l'isolation thermique est faible à cause du petit diamètre des troncs. Ces nids sont toujours creusés dans le bois vert, ce qui assure à leurs galeries une grande humidité. L'espèce méditerranéenne *Crematogaster scutellaris*, au contraire, creuse son nid dans le bois mort.

Les Fourmis sahariennes ont, en général, un régime identique à celui de leurs congénères des régions tempérées. La nourriture devient rare en été alors que les Fourmis sont actives, mais les espèces qui font des réserves sont peu nombreuses. Les Fourmis moissonneuses accumulent des quantités parfois très importantes de graines et de débris végétaux. Parmi les espèces omnivores, *Camponotus thoracicus* est la seule à conserver de la nourriture : ses grandes et moyennes ouvrières deviennent obèses en période d'abondance, le corps gras se développant fortement dans leur gastre. Quand ces réserves sont utilisées, les Fourmis reprennent un aspect normal. On n'a jamais signalé au Sahara de mise en réserve d'aliments dans le jabot d'individus spécialisés, tels que les « ouvrières réservoirs » des *Myrmecocystus*.

Les autres espèces doivent se contenter de ce qu'elles récoltent ; peut-être une partie du couvain est-elle consommée en période de disette.

L'activité des Fourmis est fortement sous la dépendance des conditions externes. En particulier, les variations de la température

au niveau du sol entraînent au cours de l'année un décalage des heures de sortie des ouvrières qui sont généralement diurnes au printemps et plus ou moins nocturnes en plein été. Alors qu'en Europe les maximums thermiques sont le plus souvent facilement supportés, au Sahara ils doivent être évités impérativement.

La reproduction des sociétés est liée aux conditions climatiques. Les essaimages ont lieu alors que la température est suffisamment élevée et que tombent les rares pluies annuelles. Grâce aux conditions thermiques favorables, l'apparition des jeunes ouvrières est généralement rapide ; ces dernières creusent des galeries profondes où la femelle et le couvain sont désormais à l'abri du dessèchement et des écarts de température de la surface.

Importance de la vie en société.

Par rapport aux autres Insectes sahariens, les Fourmis ont le grand avantage de vivre en société. Ainsi, le forage et l'entretien des galeries profondes, qui garantissent une température et une humidité favorables aux Insectes, dépassent les possibilités d'un individu isolé ; ces travaux sont aisément réalisés par une société populeuse.

L'exploitation des ressources aux alentours du nid incombe à un certain nombre d'ouvrières. La disparition d'une partie d'entre elles, due principalement aux prédateurs, et éventuellement à une exposition trop prolongée aux conditions externes, est sans grande importance pour la société : les ouvrières pourvoyeuses ne représentent en général qu'une petite fraction de la population.

Ces ouvrières subissent à l'extérieur une déshydratation qui n'est pas toujours compensée par la récolte d'aliments aqueux, mais elles récupèrent aisément le liquide perdu que leurs compagnes restées à l'abri leur régurgitent. La perte d'eau peut être considérable pour les individus explorateurs ; par rapport à l'ensemble de la société, elle reste faible. Il en est de même pour la perte d'énergie, la majorité des Fourmis qui restent au nid étant plus ou moins inactives.

Une société adulte est particulièrement apte à supporter des conditions très dures ; la, ou les reines sont à l'abri, dans les meilleures conditions climatiques possibles. Par contre, la réussite d'une fondation nouvelle est très aléatoire : au Sahara elle dépend beaucoup des précipitations, très irrégulières et peu abondantes. Mais les sociétés vivent plusieurs années et sont à l'origine de très nombreux essaimages : quelques-uns d'entre eux auront lieu dans des conditions

favorables et seront suivis du développement de jeunes sociétés. La faible proportion des réussites est ainsi sans conséquences pour la survie de l'espèce.

La plupart des Insectes solitaires passent en diapause les périodes défavorables. Mais ces dernières ne doivent pas trop durer ; une année entière anormalement sèche est mal supportée : de très nombreux individus disparaissent, et l'effectif de l'espèce peut être considérablement diminué pour un temps assez long. Les sociétés de Fourmis, au moins celles qui sont assez puissantes, résistent bien à de telles périodes. Les ouvrières, toujours actives, profitent des moindres ressources disponibles, et éventuellement supportent un jeûne prolongé. Quand les conditions sont trop défavorables, la production et l'élevage du couvain sont arrêtés, et l'effectif des ouvrières diminue. Mais le nombre des sociétés reste constant, et chacune est prête, dès que les conditions s'améliorent, à produire rapidement des ouvrières et, si la saison s'y prête, des sexués.

*
**

Les Fourmis, comme la majorité des habitants du Sahara, ne possèdent pas de dispositifs anatomiques ou physiologiques originaux, faisant défaut à leurs congénères des régions tempérées. Mais quelques-uns des caractères habituels chez ces Insectes sont considérablement développés chez les espèces du désert, en rapport net avec les conditions physiques très dures du milieu : imperméabilité du tégument (caractère spécifique indépendant des conditions d'élevage) et, dans une moindre mesure, résistance aux températures élevées (fortement influencée par l'acclimatation).

Les Fourmis prospèrent au désert en utilisant le milieu favorable constitué par les cavités du sol, là où ce dernier conserve un peu d'humidité, et en évitant de s'exposer aux températures élevées et à l'extrême sécheresse qui règnent fréquemment à la surface du sol. Elles peuvent ainsi, à condition d'y trouver un minimum de nourriture tout le long de l'année, vivre dans des régions apparemment très inhospitalières. Leur comportement diffère peu de celui des espèces européennes; leurs réactions paraissent plus impératives parce qu'elles évoluent souvent dans des conditions proches des limites tolérables. Seules les Fourmis à psammophore montrent, dans leur façon de travailler le sable sec, un comportement original ; mais ce dernier est en rapport avec les qualités du matériau, et ne dépend qu'indirectement des conditions climatiques.

RÉSUMÉ

Les Fourmis sont un élément important du peuplement entomologique du désert.

Au Sahara Central et Occidental (limité à l'Est au 25e méridien), elles sont représentées par 97 espèces dont 55 seulement sont capables de vivre indépendamment des eaux permanentes ; 21 de ces dernières vivent à Béni Abbès.

Le macro-climat du Sahara est caractérisé essentiellement par des précipitations très faibles, très irrégulières et des températures élevées dûes en partie à l'intensité de la radiation solaire que ne modère aucun écran. Les Fourmis vivent dans deux micro-climats bien particuliers. Au cours de leurs sorties, au niveau du sol, elles ont à supporter des températures qui peuvent être très élevées et une grande sécheresse. Dans le nid, au contraire, la température est peu variable, restant entre des limites parfaitement supportées par les Insectes, et l'humidité relative est voisine de la saturation.

La répartition des Fourmis suit celle des plantes vivaces qui leur fournissent leur nourriture, et sont en même temps le réactif des sols humides en profondeur (nécessaires au maintien d'une atmosphère favorable dans le nid). Les nids de Fourmis dans les hamadas et les djebels sont confinés dans les dépressions où l'eau de ruissellement est susceptible de s'accumuler. Dans les ergs et la vallée de la Saoura, ils sont uniformément dispersés, comme la flore. Une étude des principaux biotopes sahariens montre que 14 espèces constituent l'essentiel de leur peuplement. Deux d'entre elles sont pratiquement cantonnées dans la vallée de la Saoura, toujours humide. Si les oueds de djebel, les dayas, la vallée de la Saoura sont peuplés par les mêmes espèces, les ergs ont un peuplement tout à fait original.

Le cycle de l'eau est étudié chez ces espèces, qui sont comparées à cinq Fourmis des environs de Marseille. La majorité des Fourmis a une nourriture riche en eau ; les espèces moissonneuses récoltent presque uniquement des graines sèches, mais, stockées dans le nid, ces dernières s'hydratent sensiblement. Les pertes d'eau se font essentiellement par transpiration à travers le tégument, les stigmates

étant le plus souvent clos. L'imperméabilité du tégument est beaucoup plus élevée chez les espèces du Sahara que chez les espèces de France. Les températures critiques, par contre, ne diffèrent pas de façon significative. Lorsque la température est élevée, l'ouverture des stigmates permet la transpiration au niveau des trachées : il en résulte une régulation thermique peu durable.

Le comportement vis à vis de la température, au contraire de l'imperméabilité du tégument, est sans relation très nette avec l'habitat. Les espèces d'un même genre ont des réactions peu différentes, que l'acclimatation fait varier largement. Les thermopréférendums des ouvrières correspondent à peu près avec les moyennes thermiques des mois d'activité maximum. Les températures léthales supérieures sont remarquablement élevées chez les *Cataglyphis* et chez *Monomorium chobauti ;* chez les autres espèces, elles ne dépassent pas 45 degrés, valeur habituelle chez de nombreux Insectes.

Trois matériaux sont utilisés pour le forage de leur nid par les Fourmis de Béni Abbès : le sol cohérent, où les nids sont peu étendus en général, mais assez profonds pour atteindre un niveau où la température reste élevée en hiver et où l'humidité est importante ; le sable, où les nids sont également profonds mais très étendus, les galeries sont longues et les chambres dispersées ; le bois tendre de deux arbustes des ergs, *Ephedra alata* et surtout *Calligonum azel.* Les Fourmis du sable ont deux techniques particulières pour travailler ce matériau : le grattage et le transport à l'aide du psammophore.

Les Fourmis du Sahara ont des régimes alimentaires identiques à ceux des espèces des bords de la Méditerranée ; il n'y a pas d'espèces véritablement omnivores à l'exception de *Monomorium salomonis.* Les espèces moissonneuses constituent d'importantes réserves, les autres doivent se contenter des maigres ressources du moment. Chez *Camponotus thoracicus* il existe des ouvrières dont le corps gras s'hypertrophie en période d'abondance alimentaire. L'activité de récolte des ouvrières est presque exclusivement sous la dépendance des facteurs physiques : c'est la température qui règle les heures de sortie et de rentrée au nid. Mais la présence de couvain oblige les Fourmis à profiter au maximum des périodes favorables.

La reproduction des sociétés a lieu au printemps et en automne, en relation plus ou moins étroite avec les précipitations. La fondation des nouvelles sociétés est généralement rapide, sauf pour *Messor aegyptiacus* dont les femelles fondatrices passent l'hiver avant de commencer à pondre.

De cette étude il ressort que les Fourmis du Sahara ne diffèrent guère de leurs congénères de Berbérie ou de Provence.

Aucun caractère anatomique, si ce n'est la présence du psammophore des espèces arénicoles, ne leur est propre.

La grande imperméabilité du tégument est le seul caractère qui distingue nettement les espèces sahariennes. Les réactions vis à vis de la température paraissent être un caractère générique : elles varient peu avec l'origine des individus.

C'est essentiellement par la précision de leur comportement et grâce aux avantages que procure la vie en société que les Fourmis occupent une si grande place dans l'entomofaune du Sahara.

PLANCHES

PLANCHE I. — *Les hamadas*

1 — La Hamada du Guir dans la région d'Igli. Au premier plan, des coussins de *Anabasis aretioides*. Plus loin, une petite daya légèrement ensablée.

2 — Une grande daya près de Béni Abbès : sol riche en limon couvert de gravier fin, nombreux buissons. Au premier plan *Zilla macroptera*.

PLANCHE II. — *Les djebels*

1 — Zone d'épandage d'oued, au Kheneg et Tlaïa : nombreux Acacias et touffes de *Panicum turgidum*. Les pentes sont presque totalement dépourvues de végétation.

2 — L'Oued el Abiod, dans les Monts d'Ougarta : graviers et galets. Des touffes de *Panicum turgidum* et des Acacias.

1 — *Calligonum azel* déchaussé par le vent. Le tronc et les grosses branches sont creusés de galeries habitées par *Crematogaster inermis.*

2 — Un tayert dans le Grand Erg Occidental. Sable presque horizontal entre les chaînes de dunes, végétation relativement dense. Au premier plan *Ephedra alata*

1 — En amont de Béni Abbès, les *Tamarix* buissonnants se développent entre les derniers palmiers et le cours d'eau et au pied des falaises qui limitent la Hamada du Guir.

2 — La tamariçaie près de Béni Abbès. Au premier plan, limons craquelés.

1 — Ouvrière de *Cataglyphis bombycina* grattant le sable à l'aide de ses pattes antérieures. L'entrée du nid est à droite.

2 — Ouvrière de *Cataglyphis bombycina* transportant une boulette de sable maintenue entre les mandibules et les palpes maxillaires.

1 — Tête d'une ouvrière de *Messor caviceps* des ergs. Psammophore gulaire très développé et dessous de la tête légèrement concave.

2 — Tête d'une ouvrière de *Messor aegyptiacus*. Le psammophore est moins développé et la face inférieure de la tête est très convexe.

1 — Tête d'un « soldat » de *Cataglyphis bombycina*, montrant les mandibules énormes et les grands palpes maxillaires garnis de fortes soies constituant le psammophore maxillaire.

2 — Tête d'une ouvrière de *Cataglyphis bombycina*. La pubescence argentée est bien visible ainsi que les grands palpes maxillaires portant les ammochètes.

Ouvrières de *Camponotus thoracicus*. Celle du haut est fortement physogastre par suite du développement du corps gras dans le gastre. Celle du bas est normale.

BIBLIOGRAPHIE

André E., 1881. — Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. (Tome II) *Les Fourmis,* p. 5-404, supplément p. 834-859, pl. I-XXV.

Andrewartha H.G., 1964. — How animals can live in dry places. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales.* **89**, 2, p. 287-294.

Athias-Henriot C., 1946. — Note sur les caractères de la Faune des Fourmis aux environs de Béni-Ounif de Figuig (Sud Oranais). *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* **37**, 1-9, p. 60.

Athias-Henriot C., 1947. — Recherches sur les larves de quelques Fourmis d'Algérie. *Bull. Biol. France et Belgique.,* **81**, 3-4, p. 247-272.

Balachowsky A., 1932. — Etude biologique des Coccides du bassin occidental de la Méditerranée (Thèse). Lechevalier, Paris. 214 p.

Baroni Urbani C., 1965. — Sull' attivita di foraggiamento notturno del *Camponotus nylanderi* Em. *Ins. Sociaux,* **12**, 3, p. 253-263.

Barton-Browne L. B., 1964. — Water regulation in Insects. *Ann. Rev. Entomol. U.S.A.,* 9, p. 63-82.

Beament J. W. L,, 1945. — The cuticular lipoids of Insects. *Journ. Exp. Biol.,* 21, p. 115.

Beament J. W. L., 1954. — Water transport in Insects : active transport and secretion. *Symposia of the Soc. for Exp. Biology,* VIII.

Beament J. W. L., 1958. — The effect of temperature on the water-proofing mechanism of an Insect. *J. exp. biol.,* **35**, 3, p. 494-519.

Beament J. W. L., 1959. — The waterproofing mechanism of Arthropods. I - The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial Insects and Ticks. *J. exper. Biol.,* **36**, 2, p. 391-422.

Beament J. W.L., 1961. — The water relation of Insect cuticle. *Biol. Reviews Cambridge,* **36**, p. 281-301.

Beament J. W. L., 1964. — The active transport and passive movement of water in Insects. *Adv. Insect Physiol. U.S.A.,* 2, p. 67-129.

Bernard F., 1944. — Répartition des Fourmis en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* **35**, 9, p. 117-124.

Bernard F., 1948. — Les Insectes Sociaux du Fezzan. Fourmis. *Mém. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger.* Mission du Fezzan 1944-1945, 5, p. 87-183.

Bernard F., 1950. — Contribution à l'étude de l'Aïr. Hyménoptères Formicidae. *Mém. de l'I.F.A.N.,* 10, p. 284-294.

Bernard F., 1951. — Hyménoptères, super famille des Formicoidea. *Traité de Zoologie* publié sous la direction de P. P. Grassé, **10**, fasc. 2, p. 997-1104, Masson et C^ie^, Paris.

Bernard F. 1951. — Adaptation au milieu chez les Fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* 86, p. 88-96.

Bernard F., 1951. — Types de répartition de la Faune terrestre Nord-Africaine. *C.R. Soc. Biogéographie,* p. 74-79.

Bernard F., 1953. — Une Fourmi nouvelle : *Cataglyphis halophila* nichant au milieu du Chott Djerid. *Bull. Soc. Sc. Nat. Tunisie,* 6, p. 47-56.

Bernard F., 1953. — Les Fourmis du Tassili des Ajjer. *Mém. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger.* Mission au Tassili des Ajjer, 1949, **1**, p. 121-250.

Bernard F., 1954. — Rôle des Insectes sociaux dans les terrains du Sahara. *Biology of deserts,* p. 104-111, Institute of Biology. London, Cloudsley-Thompson édit.

Bernard F., 1954. — Rôle des Insectes Sociaux dans les terrains du Sahara. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger.* 12, p. 29-39.

Bernard F., 1958. — Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* 49, p. 302-356.

Bernard F., 1960. — Notes écologiques sur diverses Fourmis sahariennes. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger,* 19, p. 51-63.

Bernard F., 1961. — Biotopes habituels des Fourmis sahariennes de plaine d'après l'abondance de leurs nids en 60 stations très diverses. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* 52, p. 21-40.

Bernard F., 1962. — Peuplement des terrains rocheux par les Fourmis sahariennes. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger,* 21, p. 81-97.

Bernard F., 1964. — Recherches écologiques sur les Fourmis des sables sahariens. *Rev. Ecol. Biol. Sol.,* **1**, 4, p. 615-638.

Bernard F., 1964. — Densité de la Faune au Sahara. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger,* 23, p. 45-60.

Bernard F., 1965. — Fourmis récoltées par J. Mateu dans l'Ennedi. *Bull. I.F.A.N.,* **27**, sér. A, 1, p. 307-311.

Bernard F., 1965. — L'endémisme de la Faune saharienne : ses aspects pour 6 groupes d'animaux terrestres. *C.R. Soc. Biogégraphie* 359-61, p. 130-137.

Bernard F., 1968. — Les Fourmis (Hym. Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, **3**, 411 p. Masson et C^ie^, Paris.

Bernard F. et Cagniant H., 1962. — Capture au Hoggar de trois *Acantholepis* nouveaux pour ce massif avec observations sur leurs modes de vie. *Bull. Soc. Ent. France,* 67, p. 161-164.

Bodenheimer F. S., Klein H. Z., 1930. — Uber die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. II - Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Ernteameise *Messor semirufus* E. André von Temperatur und anderen Faktoren. *Zeitsch. Vergl. Physiol.,* **11**, p. 345-385.

Bodenheimer F. S., 1931. — Uber die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. III - Die Beziehungen der Vorzugs Temperatur zur Luftfeuchtigkeit der Umgehung. *Zeitsch. Vergl, Physion.,* **13**, p. 740-747.

Bodenheimer F. S., 1934-35. — Uber die Temperaturabhängigkeiten der Insekten. IV - Uber die Körpertemperatur der Insekten. *Zool. Jahrb. Aht. Sust. Okol. Geogr.*, **66**, p. 113-151.

Bodenheimer F. S., 1952. — Problems of animal ecology and physiology in deserts. *Desert research. Proc. Int. Symposium held in Jerusalem* 1952 (1953) *special Publ. Res. Counc. Israël*, 2, p. 208-229.

Bodenheimer F. S., 1954. — Problems of physiology and ecology of desert animals. *Biology of deserts*, p. 162-167, Institute of Biology, London. Cloudsley-Thompson édit.

Bodenheimer F. S., 1955. — Précis d'écologie animale (trad. J. Théodorides), 315 p., Payot, Paris.

Bodenheimer F. S., 1956. — The interrelations between climate and weather elements and animals in arid zones. *Arid zone program, UNESCO*, Autralia Symposium on arid zone climatology with special references to micro climatology - Camberra 1956, Dpt. nat. Sc., 25 p.

Buxton P. A., 1924. — Heat, moisture and animal life in deserts. *Proc. Roy. Soc. B, London*, 96, p. 123-131.

Buxton P. A., 1924. — The temperature of the surface of deserts. *Journ. of Ecology*, **12**, 1, p. 127-134.

Buxton P. A., 1931. — The law governing the loss of water from an Insect. *Proc. Ent. Soc.*, 6, p. 27-31.

Buxton P. A., 1931. — The measurement and control of atmospheric humidity in relation to entomological problems. *Bull. Ent. Research*, 22, p. 431.

Buxton P. A., 1932. — Terrestrial insects and the humidity of their environment. *Biol. Reviews*, 7, p. 275-320.

Buxton P. A., 1932. — Les conditions de la vie animale dans les déserts. *Le Sahara*, p. 109-167. Soc. Edit. Géo. Maritimes et Coloniales, Paris.

Buxton P. A., 1955. — Animal life in deserts, a study of the fauna in relation to the environment. E. Arnold. London, 176 p.

Capot-Rey R., 1953. — Les limites du Sahara français. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger*, 8, p. 23-48.

Capot-Rey R., 1953. — Le Sahara français, 564 p., Presses Universitaires de France, Paris.

Capot-Rey R., Cornet A., Blaudin de Thé B., 1963. — Glossaire des principaux termes géographiques et hydrogéologiques sahariens. 1 vol., 83 p., *Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger.*

Castet J., 1950. — Note sur la variation d'activité des Fourmis en fonction de la température du sol. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger*, 6, p. 177-180.

Chapman R. N., Mickel, Parker, Miller, Kelley, 1926. — Studies in the ecology of sand dunes insects. *Ecology*, **7**, 4, p. 416-427.

Chauvin R., 1943. — Deux appareils pour l'étude de l'activité des petits animaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 68, p. 53-56.

Chauvin R., 1952. — Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvement en écologie entomologique. *Colloques int. C.N.R.S.*, **33**, *Ecologie*, p. 153-162.

Chauvin R., 1956. — Physiologie de l'Insecte. 2e édit., 917 p., *I.N.R.A.*, Paris.

Chauvin R., 1965. — Progrès récents de l'écologie des insectes, spécialement dans ses rapports avec l'éthologie. *Ann. Biol.*, **4**, 11-12, p. 585-626.

Chauvin R. et d'Aguilar, 1946. — Données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie entomologique. *Ann. Biol.*, 22, p. 165-193.

Cloudsley-Thompson J. L., 1962. — Microclimates and the distribution of terrestrial arthropods. *Ann. Rev. Entomol. U.S.A.*, 7, p. 199-222.

Cloudsley-Thompson J. L., Chadwick M. J., 1964. — Life in deserts, 218 p., Dufour, Philadelphia.

Cloudsley-Thompson J. L., Idris B. E. M., 1964. — The insect fauna of the desert near Khartoum : seasonal fluctuation and the effect of grazing. *Proc. R. Ent. Soc. London*, sér. A, **39**, 4-6, p. 41-46.

Collins M. S., Richards A. G., 1963. — Studies on water relations in north american Termites. I. - Eastern species of the genus *Reticulitermes*, *Ecology U.S.A.*, **44**, 3, p. 600-604.

Collins M. S., Richards A. G., 1966. — Studies on water loss in north-american Termites. II. - Water loss and cuticular structures in eastern species of the Kalotermitidae. *Ecology U. S. A.*, **47**, 2, p. 328-331.

Collis-George N., 1959. — The physical environment of soil animals. *Ecology U. S. A.*, **40**, 4, p. 550-557.

Cvijanovich G., 1953. — Sur le rôle des dunes en relation avec le système hydrologique de la nappe souterraine du Grand Erg. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger*, 9, p. 131-136.

De Backer S., 1949. — Le microclimat et la biologie. *Scientia*, **84**, 3-4, p. 51-54.

De Backer S., 1952. — Techniques d'étude des microclimats en écologie terrestre. *Colloques Int. C. N. R. S.*, **33**, *Ecologie*, p. 297-307.

Dekeyser P. L., Villiers A., 1956. — Contribution à l'étude du peuplement de la Mauritanie. Notations écologiques et biogéographiques sur la Faune de l'Adrar. *Mém. I. F. A. N.*, 44, 222 p.

Dekeyser P. L., Derivot J., 1959. — La vie animale au Sahara. *Biologie*, 332, 220 p., Armand Colin, Paris.

Délye G., 1957. — Observations sur la Fourmi saharienne *Cataglyphis bombycina* Rog. *Ins. sociaux*, **4**, 2, p. 77-82.

Délye G., 1960. — Fourmis du Tassili des Ajjer (avril 1960). *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord*, 51, p. 259-272.

Délye G., 1961. — Sur l'écologie des Fourmis au Tassili des Ajjer. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger*, 20, p. 207-212.

Délye G., 1961. — *Monomorium* (*Equesimessor*) *chobauti* Em. (Formicidae) à Béni Abbès (Saoura). Nid. Sexués (= *Holcomyrmex faf* Forel). *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord*, 52, p. 67-72.

Délye G., 1964. — Sur le peuplement myrmécologique de quelques ergs du Sahara Nord Occidental. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger*, 23, p. 165-169.

Délye G., 1965. — *Cataglyphis (Paraformica) emmae* Forel, sexués et soldats (Hym. Formicidae). *Bull. Soc. Entomol, France,* 70, p. 52-56.

Délye G., 1965. — Anatomie et fonctionnement des stigmates de quelques Fourmis (Hym. Formicidae). *Ins. sociaux,* **12**, 3, p. 285-290.

Délye G., 1965. — Ecologie des Fourmis du Sahara Nord Occidental. *C.R. 5e congrès U.I.E.I.S.,* p. 263-273. Lab. Entomol. Fac. Sciences, Toulouse.

Demon L., Felice P., Gondet H., Kast Y., Pontier L., 1953. — Premiers résultats obtenus au cours du printemps 1953 (Centre de Rech. Sahariennes, section de Physique du Globe). *Journ. Rech. C.N.R.S.,* 24, p. 1-12.

Digby P. S. B., 1955. — Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *J. exper. Biol.,* 32, p. 279-298.

Doflein F., 1920. — Mazedonische Ameisen. 74 p. Fischer, Iena.

Dubief J., 1950. — Evaporation et coefficients climatiques au Sahara. *Trav. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger,* 6, p. 13-44.

Dubief J., 1953. — Essai sur l'hydrologie superficielle au Sahara. 457 p. (Thèse). - *Dir. du Service de la colonisation et de l'hydraulique,* Birmandreis (Alger).

Dubief J., 1959. — Le Climat du Sahara (Tome I). *Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger,* Mémoire hors série, 312 p.

Eder R., 1942. — Die Küticulare Transpiration der Insekten und ihre Abhangigkeit vom Aufbau des Integumentes. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere.,* 60, p. 203-240.

Edney E. B., 1952. — The body temperature of Arthropods. *Nature,* 170, p. 586-587.

Edney E. B., 1957. — The water relations of the terrestrial arthropods, 109 p., Cambridge University press, Cambridge.

Edney E. B., 1959. — The survival of animals in hot deserts, *Ann. Rep. Smithsonian Inst.,* p. 407-425.

Eidmann H., 1926. — Die Ameisenfauna der Balearen. *Zeit. f. Morphol. und Okol. Tiere,* 6, p. 694-742.

Emberger L., 1938. — La définition phyto-géographique du climat désertique. La vie dans la région désertique nord tropicale de l'ancien monde. *Soc. Biogéogr.,* 6, p. 9-14.

Emerson A. E., 1943. — Ecology, evolution and society. *Am. Nat.* 77, p. 97-118.

Emery C. — Formicidae (Dorylinae : 1910, t. 102 ; Ponerinae : 1911, t. 118 ; Dolichoderinae : 1913, t. 137 ; Myrmicinae : 1921-22, t. 174 ; Formicinae : 1925, t. 183). *Genera Insectorum* publ. par P. Wytsman, Louis Desmet, Verteneuil, Bruxelles.

Emery C., 1924. — Formiche della Cirenaica raccolte dal Dott. E. Festa et dal Prof. F. Silvestri determinate da C. Emery. *Bull. Soc. Ent. Ital.,* **56**, p. 6-11.

Finzi B., 1936. — Risultati scientifici delle spedizione di S. A. S. il principe Allessandro della Torre e Tassa nell Egitto e peninsola del Sinaï : Formicidae. *Bull. Soc. Roy. Entom. Egypte,* p. 155-210.

Finzi B., 1940. — Formiche della Libia. *Mém. Soc. Entom. Ital.*, 18, p. 155-156.

Fiori G., 1955. — Appunti ecologici ed etologici su l'entomofauna estiva della « Hamada el Hamra » (Tripolitania). *Boll. Ist. Ent. Bologna*, 27, p. 277-295.

Forel A., 1894. — Les Formicidés de la province d'Oran. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **30**, 114, p. 1-45.

Forel A., 1902. — Les Fourmis du Sahara algérien. *Ann. Soc. Ent. Belg.*, 1902, 46, p. 147-158.

Forel A., 1909. — Fourmis de Barbarie et de Ceylan. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **45**, 167, p. 369-407.

Fraenkel G., Blewett M., 1944. — The utilisation of metabolic water in Insects. *Bull. Ent. Research*, 35, p. 127-139.

Gantes H., 1949. — Morphologie externe et croissance de quelques larves de Formicidés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord*, 40, p. 71-97.

Garnier M., 1964. — Valeurs normales des températures en France (1921-50). *Monographies de la Météorologie nationale*, 30.

Garnier M., 1966. — Valeurs normales des hauteurs de précipitations en France. *Monographies de la Météorologie nationale*, 55.

Gautier E. F., 1946. — Le Sahara, 232 p. (2e édit.), Payot, Paris.

Geiger R., 1957. — The climate near the ground. Trad. MM. N. Stewart (2e édit.), 1 vol., 494 p. Harvard University press., Cambridge, Massachusset.

Goetsch W., 1932. — Beiträge zur Biologie südamerikanischen Ameisen. *Zeit. Morphol. Okol. Tierre*, **25**, 1, p. 1-30.

Goetsch W., 1935. — Biologie und Verbreitung chilenischer Wüsten, Steppen, und Waldameisen. *Zool. Jarhb*, **67**, 4, p. 235-318.

Goetsch W., 1959. — La cité des Fourmis. 175 p., Hachette, Paris.

Gosswald K., 1938. — Uber die Einfluss von verschiedenen Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. 1 - Die Lebensdauer ökologisch verschiedenen Ameisenarten unter dem Einfluss bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. *Z. Wiss. Zool.*, 151, p. 337-381.

Gosswald K., 1941. — Uber die Einfluss von verschiedenen Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen. 2. - Uber den Feuchtigkeitsinn ökologisch verschiedenen Ameisenarten und seine Bezichungen zu Biotop Wohn und Lebensweise. *Z. Wiss. Zool.*, 154, p. 247-344.

Govaerts J., Leclercq J., 1946. — Mise en évidence, au moyen de vapeur d'eau lourde, d'échanges entre l'humidité de l'atmosphère et l'eau des tissus chez différents insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 140, p. 1028.

Govaerts J., Leclercq J., 1946. — Water exchange between Insects and air moisture. *Nature*, 157, p. 483.

Grassé P. P. et Noirot C., 1948. — La climatisation de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sci.*, 227, p. 869-871.

Greaves T., 1964. — Temperature studies of termites colonies in living trees. *Austr. J. Zool.*, **12**, 2, p. 250-262.

Green P., 1932. — Function of the spiracles of Insects. *Nature*, 129, p. 582.

Guinet P., 1954. — Carte de la végétation de l'Algérie. Feuille Béni Abbès. *Gouvernement Général de l'Algérie. Inst. géogr. National.*

Guinet P., 1958. — Notice détaillée de la feuille Béni Abbès. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, sér. A, III, 1, p. 21-95.

Gunn D. L., Kennedy J. S., 1936. — Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. *J. Exp. Biol.*, 13, p. 450-459.

Hall F. G., 1922. — The vital limit of exsiccation of certain animals. *Biol. Bull.*, 42, p. 31-51.

Haufe W. O., 1963. — Entomological biométéorology. *Intern. J. Biométéo. Netherl*, **7**, 2, p. 129-136.

Herter K., 1925. — Temperatur Optimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa. Zt. f. vergl. Physiol.*, 2, p. 226-232.

Herter K., 1953. — Der Temperatursinn der Insekten, 378 p. Duncker und Humblot, Berlin.

Iablokoff A., 1949. — Quelques méthodes de mesures écologiques. *Entomologiste*, **5**, 5-6, p. 169-175.

Johnson C. S., 1942. — Insects survival in relation to the rate of water loss. *Biol. Reviews*, 17, p. 151.

Kachkarov D. N., Korovine E. P., 1942. — La vie dans les déserts. Trad. Th. Monod, 361 p., Payot, Paris.

Karawaiew W., 1912. — Ameisen aus Tunisien und Algerien, nebst einigen unterwegs in Italien gesamelten Arten. *Rev. Russe Entom.*, **12**, 1, p. 1-22.

Kaschef A. H. et Sheata M. N., 1963. — Meteorological factors affecting beginning and end of foraging activities of *Camponotus maculatus aegyptiacus* Em. *Z. Morphol. Okol. Tiere*, **52**, 6, p. 678-687.

Kneitz G., 1965. — Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel der Arbeiterinnen von *Formica polyctena* Foerst (Hym. Formicidae). *C. R. 5e congrès U. I. E. I. S.*, p. 278-291. Lab. Entomol. Fac. Sciences Toulouse.

Kneitz G., 1966. — Versuche zur Wärmeorientierung von Arbeiterinnen der Waldameisenart *Formica polyctena* Foerst (Hym. Form.). *Ins. Sociaux*, **13**, 4, 285-296.

Kocher L. et Reymond A., 1954. — Entomologie. Les hamada sud-marocaines, *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, Série générale, 2, p. 191-260.

Kristensen K. J., 1959. — Temperature and heat balance of soil. *Oïkos*, 10, p. 103-120.

Kusnezov N., 1925. — Der Nestbau turkestanischer Ameisen als okologischer Verbreitungsfactor. *Zool. Ans.*, 64, p. 253-260.

Lameere A., 1902. — Note sur les mœurs des Fourmis du Sahara, *Ann. Soc. Ent. Belgique*, 46, p. 160-169.

Leclercq J., 1946. — Les Hyménoptères et les conditions hygrométriques. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **51**, 3, p. 44-48.

Leclercq J., 1946. — Comment conditionner l'humidité atmosphérique dans les milieux expérimentaux. *Overdruk vit het Natuurhistorisch Maandblad*, 1-2.

Leclercq J., 1946. — Des Insectes qui boivent de l'eau. *Bull. et Ann. Soc. Ent. Belgique,* 82, p. 71-75.

Leclercq J., 1947. — Mise en évidence de réactions au gradient d'humidité chez plusieurs insectes. *Arch. Intern. Physiol.,* **55**, 2, p. 93-116.

Ludwig D., 1945. — The effects of atmospheric humidity on animal life. *Physiol. Zool.,* **18**, 2, p. 103-135.

Mc Colloch J. W., Hayes W. P., 1922. — The reciprocal relation of soil and insects. *Ecology,* 3, p. 288-301.

Maire R., 1940. — Etudes sur la Flore et la végétation du Sahara central. Mission du Hoggar, 2. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord,* n° 3.

Marsh F., 1954. — Reactions to great environmental heat in animals. *Biology of deserts,* p. 188-192. Institute of Biology London. J. L. Cloudsley-Thompson, édit.

Mead-Briggs A. R., 1956. — The effect of temperature upon the permeability to water of arthropod cuticles. *J. exper. Biol.,* **33**, 4, p. 737-749.

Mellanby K., 1932. — The influence of atmospheric humidity on the thermal death point of a number of insects. *J. Exp. Biol.* 9, p. 222-231.

Mellanby K., 1934. — The site of loss of water from insects. *Proc. Roy. Soc. B.,* 116, p. 139-149.

Mellanby K., 1935. — The evaporation of water from insects. *Biol. Reviews,* 10, p. 317-333.

Mellanby K., 1936. — Humidity and insect metabolism. *Nature,* 138, p. 124-125.

Mellini E., 1955. — La vita entomatica nell'oasi et nella piana di Mizda (Tripolitania). *Boll. Ist. Ent. Bologna,* 21, p. 213-242.

Mellini E., 1955. — Aspetti estivi della entomofauna dello Uadi Sofeggin e suoi affluenti. *Boll. Ist. Ent. Bologna,* 21, p. 243-276.

Mellini E., Fiori G., 1954. — Ricerche di Ecologia a di Etologia sulla entomofauna dello Uadi Soffeggin (Tripolitania). *Boll. Ist. Ent. Bologna,* 20, p. 29-51.

Menozzi C., 1932. — Missione scientifica del professore Zavattari nel Fezzan. Formicidae. *Boll. Soc. Ent. Ital.,* **64**, 6, p. 93-95.

Menozzi C., 1932. — Spedizione scientifica all'oasi di Cufra (1931). Formicidae. *Ann. Mus. Civ. di Storia naturale Genova,* p. 451-456.

Menozzi C., 1934. — Reperti mirmecofaunistici raccolti dal Prof. Caporiaco nell'oasi di Cufra e in altre localita del deserto libico. *Atti Soc. dei Natur. e Matem. di Modena,* 65, p. 153-166.

Mohammad Abdullah, 1961. — Behavioural effects of temperature on insects. *Ohio J. Sci.,* **61**, 4, p. 212-219.

Monod Th., 1938. — Remarques générales. La vie dans la région désertique nord-tropicale de l'ancien monde. *Soc. Biogéogr.,* 6, p. 375-405.

Monod Th., 1951. — Biotopes Ouest Sahariens. *Bull. Inst. Fouad 1er du désert,* 2, p. 95-102.

Monod Th., 1954. — Modes contracté et diffus de la végétation saharienne. *Biology of deserts,* p. 35-44. Institute of Biology, London. J. L. Cloudsley-Thompson, édit.

Nel J. J. C., 1965. — Influence of the temperature and relative humidity on water loss in the workers of the meat ant : *Iridomyrmex detectus* Smith. *Austral. J. Zool.*, **13**, 2, p. 301-315.

Ozenda P., 1958. — Flore du Sahara septentrional et central, 486 p., C. N. R. S., Paris.

Parry D. A., 1951. — Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. *J. exp. Biol.*, 28, p. 445-462.

de Peyerimhoff P., 1948. — Insectes coléoptères. Remarques sur les limites et les divisions biogéographiques du Sahara. Réflexions sur l'origine de la Faune saharienne. *Mém. Inst. Rech. Sahariennes Univ. Alger.* Mission du Fezzan, 1944-45, 5, p. 7-84.

Pickles W., 1944. — Territories and interrelations of two ants of the genus *Messor* in Algeria. *Jour. Animal Ecol.*, **13**, 2, p. 128-129.

Pickles W., 1944. — The territory and activities of the algerian ant *Cataglyphis bicolor* ssp. *megacola. Ent. mon. Mag. London*, 80, p. 61-63.

Pickles W., 1946. — A study on the circular mounds of the ant *Cataglyphis bicolor* (Hym. Form.). *Entomologist's record*, p. 78-80.

Pickles W., 1946. — The siesta in ants of the genus *Messor* (Hym. Form.). *Entomologist's record*, p. 110-111.

Pickles W., 1946. — Observations on the speed at which ants of the genus *Messor* travelled in Algeria (Hym. Form.). *Entomologist's record*, p. 137-142.

Pierre F., 1958. — Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental. *Public. Centre de Rech. Sahar. Biologie*, **1**, 332 p., C. N. R. S., Paris.

Precht H., Christophersen J., Hensel M., 1955. — Temperatur und Leben, 514 p., Springer, Berlin.

Ramdas L. A., Malurkar S. L., 1932. — Surface convection and variation of temperature near a hot surface. *Indian Journ. of Physics*, 7, p. 1-13.

Ramdas L. A., Paranjpe M. K., 1936. — An interferometric method of measuring temperatures and temperature gradients very closely to a hot surface. *Current. Sc.*, 4, p. 642-644.

Ramsay J. A., 1935. — Methods of measuring the evaporation of water from animals. *J. exp. Biol.*, 12, p. 355.

Reymond A., 1950. — Premiers résultats d'un voyage dans le Grand Erg Occidental, et de recherches dans les régions de Béni Abbès et de la Saoura. *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 30, p. 49-79.

Richards A. G., 1951. — The integuments of arthropods, 411 p., Univ. Minnesota Press., Minneapolis.

Rockstein M., 1964. — The physiology of Insecta. Vol. 1, 640 p., vol. 2, 905 p.; vol. 3, 692 p. Academic press. New-York, London.

Roeder K. D., 1953. — Insect Physiology. 1100 p. J. Wiley and Sons, New-York.

Santschi F., 1909. — Sur la signification de la barbe chez les Fourmis arénicoles. *Rev. Suisse Zool.*, 17, p. 449-459.

Santschi F., 1927. — Révision des *Messor* du groupe *instabilis* Smith. *Bol. Real. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, 27, p. 225-250.

Santschi F., 1929. — Fourmis du Sahara Central récoltées par la Mission du Hoggar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* 20, p. 97-108.

Santschi F., 1929. — Note additionnelle aux Fourmis du Sahara Central récoltées par la Mission du Hoggar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* 20, p. 164-166.

Santschi F., 1929. — Etude sur les *Cataglyphis. Rev. Suisse Zool.,* 36, p. 25-70.

Santschi F., 1932. — Notes sur les Fourmis du Sahara. 1 - Fourmis de Touggourt, Reggan et Aïr. 2 - Fourmis du Tibesti (Mission Dalloni). *Bull. Mus. Paris,* 2e sér., 4, 5, p. 516-520.

Santschi F., 1934. — Fourmis du Sahara Central. Etudes zoologiques sur le Sahara Central. Mission du Hoggar, T. 3, *Mém. Soc. Hist. Nat. Af. Nord,* 4, p. 165-177.

Santschi F., 1935. — Hyménoptères : Fourmis. Mission Dalloni au Tibesti. *Mém. Acad. Sc. Inst. France,* **62**, 2, p. 61-82.

Santschi F., 1937. — Contribution à l'étude des *Crematogaster* paleарctiques. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.,* **5**, 7, p. 295-317.

Santschi F., 1939. — Notes sur les *Camponotus* et autres Fourmis de l'Afrique mineure. *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc,* 19, p. 66-87.

Schmidt-Nielsen K., 1964. — Desert animals. Physiological problems of heat and water. 277 p. Oxford University press, Oxford.

Schneiderman H. A., 1956. — Spiracular control of discontinuous respiration in insects. *Nature, G. B.,* **177**, 4521, p. 1169-1171.

Schneiderman H. A., 1960. — Discontinuous respiration in insects : role of the spiracles. *Biol. Bull. U. S. A.,* **119**, 3, p. 494-518.

Shazli A., 1957. — Direct observation method for measuring the spiracular activity of insects. *Bull. Soc. Entomol. Egypte,* 41, p. 467-471.

Shazli A., 1957. — Methods of measuring the spiracular activity of insects. *Bull. Soc. Entomol. Egypte,* 41, p. 539-549.

Sinclair J. J., 1922. — Temperature of soil and air in a desert. *Mon. Weath. Rev.,* 50, p. 142-144.

Smith R. F., 1954. — The importance of the microenvironment in insect ecology. *J. econ. Entomol.,* **47**, 2, p. 205-210.

Soulié J., 1955. — Facteurs du milieu agissant sur l'activité des colonnes de récolte chez la Fourmi *Crematogaster scutellaris. Ins. sociaux,* **2**, 2. 173-177.

Spangler H. G., Rettenmeyer C. W., 1966. — The fonction of the ammochaetae or psammophores of harvester ants, *Pogonomyrmex* ssp. *J. Kansas entomol. Soc.,* **39**, 4, p. 739-745.

Stitz H., 1917. — Ameisen aus dem westlichen Mittelmeergebit und von der Kanarischen Inseln. *Mitt. Zool. Mus. Berlin,* 8, p. 335-353.

Stumper R., 1921. — Le coefficient de température de la locomotion des Fourmis. *C. R. Soc. Biol. Paris,* 85, p. 706-708.

Stumper R., 1921. — Le coefficient thermique de la combativité des Fourmis. *C. R. Soc. Biol. Paris,* 85, p. 708.

Stumper R., 1922. — Influence de la température sur l'activité des Fourmis. *Ann. Soc. Ent. Belge,* 62, p. 137-140.

Stumper R., 1922. — L'influence de la température sur l'activité des Fourmis. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 87, p. 9-10.

Talbot M., 1934. — Distribution of ant species in the Chicago region with reference to ecological factors and physical toleration. *Ecology*, 15, p. 416-439.

Tevis L. jr., 1958. — Interrelations between the harvester ant *Veromessor* and some desert ephemerals. *Ecology* U. S. A., **39**, 4, p. 695-704.

Torossian C., 1966. — Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) (Hym. Formicoïdea - Dolichoderidae). Thèse. *Lab. Entom. Fac. Sc. Toulouse.*

Uvarov B. P., 1931. — Insects and climate. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 79, p. 1-247.

Valentini S., 1951. — Sur l'adaptation des larves de Formicoidea. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e sér., 13-17, p. 250-275.

Van Heerdt P. F., 1950. — The temperature and humidity preferences of certain coleoptera. *Koninklijke Neder. Akad. van Weterschappen. Proceedings*, **53**, 3, p. 347-360.

Wellington W. C., 1957. — The synoptic approach to studies of insects and climate. *Ann. Rev. Entomol.*, 2, p. 143-162.

Wheeler W. M., 1907. — On certain modified hairs peculiar to the ants of arid regions. *Biol. Bull.*, 13, p. 185-202.

Wheeler W. M., 1960. — Ants. Their structure, development and behaviour. 3e édit., 663 p. Columbia biol. series; n° 9, Columbia Univ. press. New-York.

Wigglesworth V. B., 1932. — On the function of the so called « rectal glands » of insects. *Quart. Jour. Micr. Sci.*, 75, p. 131-150.

Wigglesworth V. B., 1945. — Transpiration through the cuticle of insects. *Jour. Exp. Biol.*, 21, p. 97-114.

Wigglesworth V. B., 1957. — The physiology of insect cuticle. *Ann. Rev. Entomol., U. S. A.*, 2, p. 37-54.

Wigglesworth V. B., 1965. — The principles of Insect Physiology. 6e édit., 741 p. Methuen and C°, London.

Williams C. B., 1923. — A short bioclimatic study in the Egyptian desert. *Bull. Minist. Agric. Egypt.*, 29, p. 1-20.

Williams C. B., 1924. — Bioclimatic observations in the Egyptian desert in march 1923. *Bull. Minist. Agric. Egypt.*, 37, p. 1-18.

Williams C. B., 1924. — A third bioclimatic study in the Egyptian desert. *Bull. Minist. Agric. Egypt.*, 50, p. 1-32.

Williams C. B., 1954. — Some bioclimatic observations in the Egyptian desert. *Biology of deserts*, p. 18-27. Institute of Biology. Cloudsley-Thompson, édit.

ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN MARS 1969
SUR LES PRESSES
DE L'IMPRIMERIE LOUIS-JEAN, A GAP

Dépôt légal n° 96 - 1969